

REAL ACADEMIA DE CIENCIAS EXACTAS,
FÍSICAS Y NATURALES

EL DISCURRIR DE UNA CIENCIA AMABLE
Y LA VIGENCIA DE SUS OBJETIVOS:
DE LINNEO AL CÓDIGO DE BARRAS
DE ADN SE PASA POR DARWIN

Discurso leído en el acto de su recepción
como académica de número por la
Excma Sra. D^a. Ana M. Crespo de Las Casas
Contestación del
Excmo. Sr. D. Francisco García Novo
El día 28 de Noviembre de 2.012



Madrid
Valverde, 22 - 28004 Madrid
2012

ÍNDICE

1. Agradecimientos.....	6
2. Contenido del discurso	9
3. La sistemática: entre la filogenia molecular y la florística	10
4. Linneo y la sistemática.....	13
El impacto y proyección de Linneo y algo sobre el naturalismo ilustrado en Canarias	13
La oportunidad histórica razón principal del éxito de la sistemática de Linneo y el final de su biografía.....	17
El devenir de la sistemática a partir de Linneo: clasificaciones filéticas y la sistemática cladística.....	20
Propuestas sistemáticas de hoy: la sistemática de los hongos	22
Propuestas sistemáticas de hoy: filogenia de los líquenes y del proceso de liquenización; encuadre sistemático	23
La sistemática filogenética en taxones intermedios: Parmeliáceas.....	30
5. La especie: el salto cualitativo de Darwin	35
Darwin a través de si mismo	36
Los contactos de Darwin con la liquenología	37
Los estudios universitarios de Darwin y el impacto formativo de la Universidad	38
El impacto entre sus contemporáneos	39
Nada en Biología se entiende sin Darwin: mucho menos el concepto de especie.....	40
La especie: una breve historia del concepto hasta Darwin	41
El concepto darviniano de especie	42

La decisión taxonómica para el reconocimiento de las especies	46
El reconocimiento de especies filogenéticas y sus límites	
en los hongos	48
La distancia genética como una medida para la delimitación	
de especies	49
La controversia entre los caracteres fenotípicos y	
los genotípicos en la delimitación de las especies.	
Ejemplificación en los hongos liquenizados	51
La delimitación de las especies en Ascomicetos	
liquenizados: las especies crípticas en líquenes	51
Criterios de uso de métodos filogenéticos para hacer	
frente a la delimitación de las especies en los líquenes	56
6. El código de barras de ADN para la identificación	
de las especies: progresos y problemas	60
Referencias	65
Discurso de contestación del Excmo.	
Sr. D. Francisco García Novo	79
Una personalidad atractiva	81
El Discurso	85
Los hongos: parte visible de una red invisible	91
Las tramas ecológicas	95
Tramas mutualistas	101
Ampliando el concepto de especie	103
Bienvenida a la Academia	104
Referencia discurso	107

*A la excepcional mujer que fue mi bisabuela,
Rita Pérez González, a quien no conocí.
A las mujeres profesionales de su descendencia,
especialmente a mi hermana Carmen Nieves y a Inés,
como un recuerdo de su abuela.
A Ana Martos y a Elena Escudero.*

*“We are not here concerned with hopes or fears, only with truth as
far as our reason permits us to discover it.”*
C. DARWIN, 1871 The Descent of Man

Excelentísimo Señor Presidente,
Excelentísimos Señoras y Señores
Señoras y Señores

Mis primeras palabras son para expresar el sincero agradecimiento a la Real Academia por haberme acogido. Nunca aspiré a tanto. Es un gran honor para mí, por la excelencia de la institución, por la categoría de los académicos que hoy la componen y por la oportunidad de estar cerca de algunos de los científicos españoles que más respeto. Agradezco a los presentes que hayan querido compartir conmigo este acto.

Integrarme en esta Real Academia de Ciencias, Exactas, Físicas y Naturales es tener el privilegio de formar parte de un ágora de gran tradición. Me gusta pensar que todos los grandes países con tradiciones científicas cuentan con entidades parecidas por las que tengo el mismo respeto. Creo además que, en el nuestro, las instituciones de este tipo son especialmente necesarias porque a mi entender, todavía falta tejido asociativo, espacios que conecten de una manera rica y variada el ámbito de la Ciencia con entes sociales y políticos y con las inquietudes individuales de las personas ajenas al ámbito científico. La voz independiente de científicos cualificados tiene un crédito que la sociedad española reconoce y reclama.

Espero saber honrar la medalla que hoy recibo.

Mi agradecimiento expreso a los académicos que tuvieron la deferencia de proponer mi candidatura y de apoyarla; fueron Miguel Angel Alario Franco, que por entonces era Presidente, Juan Antonio Vera Franco, que presidía la Sección de Naturales y Francisco García Novo, académico que siendo todavía muy joven fue mi brillante profesor de Biología matemática, en el último año de la licenciatura en Biológicas. Al Profesor García Novo, tengo que agradecerle, además, que haya querido aceptar el encargo de contestar a mi discurso por parte de la Real Academia.

Si hoy puedo estar aquí es gracias a que mis padres y también mis hermanos, facilitaron lo principal. Entre otras cosas, porque nuestros padres expresamente velaron para que sus hijas y sus hijos tuvieran igualdad de oportunidades. No puedo más que recordarles a todos con gratitud y a algunos con la añoranza que queda por la ausencia definitiva. También pude realizar mis ambiciones profesionales porque la pequeña familia que construimos

José Ramón y yo con nuestro hijo Enrique, aceptó con absoluta normalidad, aunque a veces con enorme esfuerzo para todos, mis ausencias y mi concentración en el trabajo. Ellos dos saben muy bien cómo se lo agradezco.

En el segundo capítulo, el de la profesión, agradezco la colaboración imprescindible de instituciones y también de personas muy concretas. Desde aquí les expreso mi reconocimiento más sincero. A la Universidad Complutense de Madrid. Reconozco con orgullo que ha sido un privilegio trabajar en una Universidad donde ha habido y hay tanto de bueno; y donde la autocritica que solemos ejercer no puede sesgar la objetividad de su alta rentabilidad social y de la gran cantidad de talento, de excelente producción científica y de esfuerzo que, contra viento y marea, acumula y trata de mantener. A la Facultad de Farmacia donde he trabajado muchos años y donde cuento con compañeros de una impresionante talla científica y a mi Departamento de Biología Vegetal II, laborioso, productivo y moderno; que creo es ejemplar entre los Departamentos de Botánica españoles.

Debo también mucho a las personas que han intervenido en mi formación y en mi carrera científica. Entre ellas están Salvador Rivas Martínez, director de mi tesis doctoral; me enseñó y me ayudó mucho y entre otras cosas me formó en algo indispensable para un naturalista como es apreciar y observar el paisaje y trabajar rigurosamente en el campo; entre mis compañeros muchos y buenos, en diferentes épocas, quiero destacar aquellos que han tenido el mayor impacto mi profesión; Manuel Costa y Jesús Izco en el campo amplio de la botánica. En el ámbito científico más cercano tengo que nombrar a Eva Barreno, Leopoldo García Sancho, David Hawksworth, Thorsten Lumbsch, Paloma Cubas y Pradeep Divakar. Y desde luego también agradezco lo mucho recibido de varios otros entre los que incluyo a jóvenes investigadores que se formaron, o se están formando, cerca de nosotros. A todos les debo haber podido palpar la estimulante sensación de avanzar en el conocimiento y el placer de disfrutar con el trabajo diario.

Bien es cierto que la formación de una persona no está distribuida en compartimentos estancos. Me siento fuertemente deudora con personas de perfiles académicos o profesionales bien diferentes, especialmente con los que fueron mis mayores en la apasionante empresa de la política científica: Javier Solana y Juan Rojo maestros los dos en aspectos decisivos de mi formación. Y con mis compañeros Luis Oro, Elias Fereres y Roberto Fernández de Caleya desgraciadamente ausente. Todos ellos amigos entrañables.

Recibo la Medalla número 43 de esta Real Academia, la misma que llevó otro de mis amigos más queridos, Santiago Castroviejo Bolíbar que murió en 2009. La Medalla la estrenó él mismo en 2004. Recoger su legado es un honor y es muy emocionante para mí. Tengo por delante el reto de acercarme a su huella en esta Casa.

Santiago Castroviejo fue un botánico muy respetado en el mundo científico internacional, Premio Nacional de Investigación, director por muchos años de un centro tan prestigioso como el Real Jardín Botánico de Madrid y que logró iniciar, consolidar y casi terminar el gran proyecto de la Flora Ibérica. Su obra científica ha sido analizada bajo diferentes perspectivas con ocasión del homenaje que la Academia le tributó en 2010.

Tuve el honor de haber recibido entonces el encargo de colaborar en la descripción de su perfil científico. Ahora pretendo solamente resaltarlo ante ustedes. Santiago Castroviejo habló, en su recepción como académico, *De familias, géneros y especies: la eterna búsqueda de la estabilidad en la clasificación biológica*. Trató entonces del problema de los consensos en las distintas clasificaciones porque hasta hace muy poco, las clasificaciones eran efectivamente inestables. Creo que no resultaban convincentes por lo endeble del abordaje metodológico que manejábamos hasta hace poco tiempo. Una vez que las clasificaciones se han podido fundamentar en filogenias sólidas, el panorama ha cambiado mucho.

Santiago Castroviejo vivió este momento de cambio y lo apreció con toda claridad; y en su caso, haberse mantenido al día en la práctica científica de frontera tiene un valor añadido grande. Como es sabido su obra principal se anclaba en lo más clásico. Sus diversas investigaciones versaron principalmente sobre floras y monografías alfataxonómicas y también en el trabajo de catalogación expedicionario, ambos campos eran y son un trabajo plenamente vigente e imprescindible. Con ello ya habría cumplido un papel que yo diría histórico en la botánica española. Sin embargo Santiago Castroviejo avanzó también en los espacios más fronterizos, abriendo camino a sus discípulos en líneas de investigación de la más plena vanguardia. Santiago conocía cuánto se hacía en la filogenia de las plantas, e investigó en grupos complicados, como los *Carex* o ciertas leguminosas. En estos trabajos muy innovadores y de notable repercusión, su experiencia como maestro fue esencial. En su gestión como experto nacional e internacional, defendió la Ciencia de calidad y apostaba por recuperar la mejor tradición de la Botánica

española descriptiva y expedicionaria. La propia Flora Ibérica es una obra contextualizada que se sitúa sin reservas como un trabajo botánico muy moderno. No se debe solo a él, como es normal en una obra de tales dimensiones, pero su dirección marcó las pautas que aún hoy se mantienen.

Santiago y yo, amigos familiares de larga y continua relación, discutíamos con frecuencia de nuestros puntos de vista y de objetivos profesionales en la investigación botánica. Recuerdo muchas marchas por la Sierra de Guadarrama, enfrascados nosotros en lo nuestro, mientras Menchi y José Ramón se ocupaban de nuestros hijos, Beatriz, Tomás y Enrique, procurando que no se despeñaran y siguieran el sendero.

De hecho, las reflexiones y discusiones sobre la sistemática y la especie eran inevitables entre Santiago Castroviejo y yo. Y así continuó siendo hasta el final. Por eso el planteamiento de mi discurso quiere ser un tributo a Santiago.

2. Contenido del discurso

Concluidos los agradecimientos, presentaré ahora, en este segundo capítulo, un breve índice de lo que sigue; útil para quien tenga la paciencia de leerlo íntegramente. La exposición se ordena como les resumo a continuación: en el tercer capítulo se hace una introducción a los principales contenidos de mi trabajo que, al ser muy clásicos, me permiten llamar la atención sobre aspectos generales que afectan a la investigación botánica de hoy.

Paso luego a desarrollar el esquema que me interesa; queda centrado en las figuras de dos naturalistas bien conocidos por todos, cuyas obras han sido centrales en la construcción de las dos columnas temáticas que soportan mi trabajo. Ellos son Carl Nilsson Linné (1707-1778) y Charles Robert Darwin FRS (1809-1882). Se trata de atraer la atención del lector sobre estos grandes personajes, figuras de las más influyentes en la Historia de la Ciencia, para que sirvan de hilo conductor de la descripción técnica y de mis personales reflexiones sobre aspectos varios que creo de cierto interés para todos.

Por tanto, el cuarto capítulo se dedica a Linneo y trata de la sistemática, es decir de la clasificación botánica; se describe al final la manera cómo se avanza en la sistemática de los hongos y en la comprensión de la filogenia del proceso de la liquenización y también lo que hemos podido

progresar con nuevas herramientas en la comprensión de la evolución y de la sistemática de taxones intermedios. Se usa para ello el ejemplo de las parmeliáceas, la mayor familia de líquenes.

El quinto a Darwin y profundizando sobre la variación de las especies como unidad de análisis de la biodiversidad; se expone de nuevo el ejemplo de nuestro trabajo a propósito de la delimitación de las especies en los líquenes asunto que nos ha enfrentado al oscuro fenómeno de la homoplasia de los caracteres morfológicos que lleva a veces a confundir lo que se parece con lo que es homólogo o realmente comparable filogenéticamente.

Por último, en un sexto apartado, se plantea el tema de la identificación o etiquetaje molecular de las especies –el llamado código de barras de ADN– en cuya formulación está bastante inmersa nuestra comunidad internacional. Me ocupo de las ventajas, progresos y problemas de esta metodología. Se intenta explicar la utilidad de la sistemática en un mundo en que la identificación de las especies es importante para hacer un uso sostenible y seguro de ellas.

3. La sistemática: entre la filogenia molecular y la florística

Dice Jean-Jacques Rousseau (1712-1778) en la sexta carta de las tituladas elementales (*Lettres élémentaires sur la botanique*) (Rousseau 2005) “... que no es una nomenclatura de loro lo que se pretende adquirir [con los estudios botánicos] sino una ciencia real, una de las ciencias más amables que se puede cultivar”. Además al “amor robado por la Botánica”, Rousseau le atribuye, en la primera carta, un calmante efecto terapéutico afirmando que este “estudio de la naturaleza debilita el gusto por las diversiones frívolas, previene el tumulto de las pasiones y lleva al alma un alimento que la aprovecha, llenándola del más digno objeto de sus contemplaciones”. Es una bella descripción, aunque seguramente catalizada por su peculiar relación con la destinataria de las cartas.

El uso terapéutico o relajante de los estudios botánicos no es lo que mueve la práctica científica de este campo del saber, sino la investigación de las plantas, algas y hongos. Entre hongos y plantas hay muy laxas relaciones de parentesco según hoy sabemos. Pero están estrechamente unidos por su estudio en la tradición académica, que no es poco. La sistemática y la filogenética de hongos y plantas, como también de las algas, han sido estudiadas en los departamentos y centros botánicos de todo el mundo y así continúa siendo mayoritariamente.

Para valorar a lo que nos enfrentamos, daremos algún número siguiendo la máxima de Sir Francis Galton “whenever you can, count” [siempre que puedas, mide].

Las estimaciones comúnmente aceptadas manejan cifras que van desde 10 millones (Mora & *als.* 2011) hasta 14 millones de especies de seres vivos (Purvis & Hector 2000). Según ésta última, que se recoge en la figura 1 y que goza de amplio consenso, después de los insectos, el grupo más numeroso es el de los hongos, con 1.5 millones de especies (Hawksworth 1991, 2001, Blackwell 2011). Ya les adelanto que existen evidencias en el sentido de que, en los diferentes grupos de hongos, incluyendo los líquenes, el sistema de reconocimiento de especies por morfología, que es el que se ha utilizando en estos cálculos, subestima el número más probable de linajes filogenéticos (Crespo & Pérez-Ortega 2009, Printzen 2010a, Lumbsch & Leavitt 2011); hablaremos luego de esto. Es decir el número de especies es seguramente más alto. Esta referencia numérica no debe ser importante sólo para los especialistas sino también para los políticos y administradores que tienen que ver con la conservación; por eso influyentes publicaciones de información general se preocupan de acercar al gran público la temática de la biodiversidad, y dan cuenta periódicamente de avances y precisiones científicas al respecto (véase un ejemplo reciente en *The Economist* 2011).

Naturalmente, la Botánica es una disciplina muy amplia que no solo se preocupa del reconocimiento de la biodiversidad; por ella se interesan muchos biólogos que hacen investigaciones de lo más diversas. Pero la Botánica, en el sentido más habitual entre nosotros, es una ciencia sistemática que se basa en la observación de la variabilidad de los organismos y que pretende interpretar dicha variabilidad mediante la elaboración de modelos simplificados; estos modelos, por un lado, acotan o delimitan una unidad arbitraria de variación -la especie- y, por otro, encuadran las relaciones entre las especies en un sistema jerárquico de parentescos filogenéticos o evolutivos -la Sistemática o Taxonomía-.

Los estudios botánicos centran su atención en los organismos como nivel de organización biológico con características propias y complejas. El objetivo científico puede estar en relación con el medio en el que se integran los organismos o en características propias de ellos desde funcionales a estructurales o también evolutivas, sistemáticas u otras. En el ámbito de los estudios biológicos el término ‘organísmica’ parece que se va haciendo hueco para estos campos de investigación y docencia. Por ejemplo, el departamento

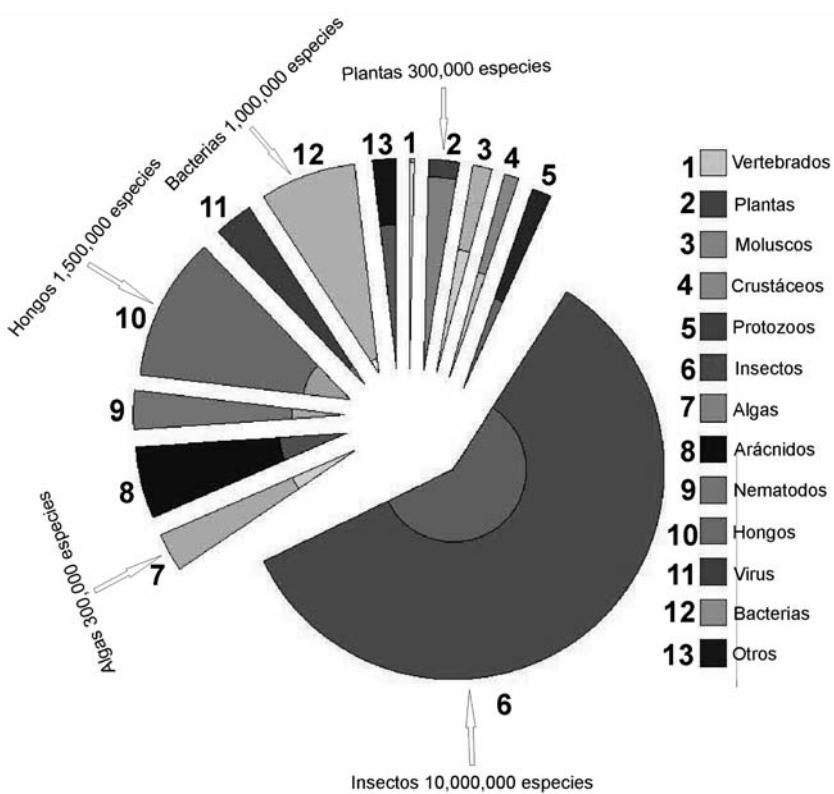


FIGURA 1. Números de especies estimados en los distintos grupos de organismos (*fide* Purvis & Hector 2000). El círculo interno corresponde al número aproximado de especies descritas en la actualidad.

que en la universidad de Harvard se ocupa de estos temas se llama “Department of organismic and Evolutionary Biology”. Hay que reconocer que, hace 30 años, las ciencias relacionadas con la diversidad de los organismos, habían decaído y ocupaban un estrecho espacio en las bases de datos internacionales en cuanto a sus contribuciones a la ciencia moderna, cosa que hoy no ocurre en absoluto; han proliferado las revistas científicas que acogen estos intereses y el número de artículos con tal enfoque. Hay que decir que la larga depresión que experimentó la sistemática botánica en los primeros tres tercios del siglo XX no se produjo por casualidad. Hennig (1968), uno de los grandes biólogos alemanes del siglo pasado, padre de la cladística, atribuía el hecho de que la sistemática biológica hubiera perdido interés frente a otras disciplinas básicas, no a la falta de interés de sus objetivos ni a su importancia práctica, sino más bien a que la sistemática moderna, todavía en los años 70, no había logrado una apropiada metodología, acorde con la evolución conceptual de la Biología

y en particular acorde con la implantación de la teoría evolutiva que se produce en la primera mitad del siglo pasado.

Esa situación se supera, no tanto o no sólo, con el surgimiento de la metodología cladística misma, que viene de Hennig y sus sucesores, sino a partir de los años 90 del siglo pasado, con la irrupción del uso de los caracteres genómicos como marcadores de relaciones de parentesco o marcadores filogenéticos. Entonces recuperan su sentido, por un lado, la vigencia de los caracteres fenotípicos en el ámbito de la identificación de los organismos y, por otro, el logro de filogenias universalmente aceptadas que consolidan a la sistemática como un aspecto de la Biología evolutiva. Y además la identificación adquiere un interesante valor añadido como parte de la innovación tecnológica al servicio de demandas sociales muy diversas desde el control de calidad del consumo hasta el peritaje forense (Hawsworth & Wiltshire 2010) o la analítica clínica o agrícola.

Dicho esto debo responder que los botánicos somos biólogos que focalizamos en lo que hoy se llama organísmica. Los sistemáticos, por más que usemos regularmente técnicas y datos de la Biología Molecular y de la Biología Celular, y de otras fuentes como la Química, la Ecología o la Geografía Física tenemos un objetivo específico: el estudio de la biodiversidad desde una perspectiva que requiere observar organismos, poblaciones y especies. Las fronteras son porosas, naturalmente, entre la investigación botánica y la ecológica o también entre la sistemática botánica y la biología evolutiva o tantas otras posibilidades de inútil etiquetaje.

4. Linneo y la sistemática

El impacto y proyección de Linneo y algo sobre el naturalismo ilustrado en Canarias

Como decía antes, la clasificación o sistemática es materia nodular en nuestra investigación. Es ésta la que proporciona bases para la identificación de los organismos y nos permite simplificar en el conocimiento de la variación de la diversidad de los mismos. Pero, además, aporta un importante aspecto predictivo.

Estas cualidades, se satisfacían, con mayor o menor acierto, en las clasificaciones biológicas más antiguas y, naturalmente, lo cumplía la

sistemática de Linneo; el paradigma de la evolución en la sistemática es posterior, evidentemente postdarwiniano. Así pues, hasta que los naturalistas, algunos también predarwinianos, introducen otras variables, la sistemática tiene un objetivo único que es identificar los seres vivos agrupándolos en especies. Que las especies afines se incluyeran en géneros y estos en otros conjuntos de mayores dimensiones era algo estrictamente formal; sin otro significado que proceder de lo más parecido a lo menos parecido. Luego es cuando la sistemática se hace una ciencia evolutiva, y le interesa conocer las relaciones de parentesco entre unos organismos y otros. Insisto, no era este un objetivo para Linneo, que como se sabe, era creacionista.

Linneo mismo reconoce dos alternativas de clasificación, las clasificaciones naturales y las artificiales (Castroviejo 2004, González Bueno 2008). Las naturales usaban varios caracteres. En las artificiales el científico seleccionaba un único carácter que le parecía adecuado y sobre esa base construía los agrupamientos. La clasificación linneana es de las artificiales y el carácter seleccionado para ordenar es la sexualidad o los caracteres relacionados con el proceso reproductivo.

Antes de pasar a discutir más técnicamente sobre sistemática, no renuncio a tratar de acercar a ustedes al hombre que fue Linneo y a comentar algunos aspectos curiosos más acá de la Ciencia, en relación con su enorme proyección histórica que alcanza hasta mediado el siglo XX (Stuessy 2009). Luego intentaremos ver por qué.

En efecto la influencia de Linneo permeó en los más diversos ámbitos cultos de su época y largos tiempos posteriores. El mundo científico criticaba y discutía sus propuestas y su obra, más que las de ningún contemporáneo (González Bueno 2008). Y ello en épocas en que la información se difundía no sólo mucho más lentamente sino que alcanzaba un mundo más restringido en cuanto a geografía. Fue muy celebrado en vida por contemporáneos de la más alta condición y por las mentes más prestigiosas; incluso por alguien tan exigente como Rousseau (*fide* González Bueno 2008):

“Acompañado tan sólo por la naturaleza y usted he pasado horas felices paseando por el campo, y de su *Philosophia Botanica* he sacado más provecho que de todos los libros de ética. [...] continúe la obra de interpretar a los hombres el libro de la naturaleza. Por mí, quedo contento con enredar algunas palabras de vuestra obra en las hojas del reino vegetal; yo os leo, os estudio, os medito, os respeto y os aprecio de todo corazón...”.

Y se cuenta en *Wikipedia* que le envió un mensaje por terceros del calibre de “Dígale que no he conocido un hombre más grande sobre la faz de la tierra”. Y Goethe, considerado por el propio Darwin un predecesor del evolucionismo, tan ajeno a Linneo, escribió de él que “con la sola excepción de Shakespeare y Spinoza, no hay otra persona que haya tenido mayor influencia sobre mí [que Linneo]”.

El siguiente y último comentario laudatorio sobre Linneo que hoy quiero incluir se recoge en varias fuentes (González Bueno 2008, Universidad de Upsala <http://www.linnaeus.uu.se/online/index-en.html>). Dice así:

“No ha habido Botánico o Zoólogo más grande. No ha habido nadie que haya escrito más libros, más correctamente, de forma más metódica, a partir de su propia experiencia. Nadie hay que haya cambiado más profundamente toda una ciencia y que más claramente haya iniciado una nueva época. Ningún científico ha sido más conocido que él en todo el mundo...”.

Tal vez lo más sorprendente no es que se trate de todo un récord para el ‘índice h’ (Hirsch, 2005) sino sobre todo que lo haya escrito él mismo, el propio Carl Linné. Todo cuanto afirma en este texto que les he leído es bastante exacto. Y que no era un hombre modesto, parece claro; pero, encuadrado en nuestro mundo científico, y una vez que medimos su impacto, no sé si Linneo puede ser considerado como un egocéntrico excepcional. Con menos motivos, tiene rivales.

Y ahora, como último elemento, he de aportar una anécdota sobre la amplia penetración cultural del ‘linneanismo’ (figura 2). A Linneo se le conocía y se le honraba en Canarias, entre sus ilustrados (Carnero 1983). Pero también en La Palma, en el siglo XIX, cuando aquella isla tenía la mitad de los 85.000 habitantes que tiene hoy (todas las islas contaban con unos 240.000) y de los que el 85% eran entonces analfabetos.

Allí vivían mis cuatro bisabuelos maternos. Entre ellos la pareja formada por Rita Pérez González, una mujer profesional bachiller y maestra y su marido, Pedro J. de Las Casas Pestana, historiador, periodista, fundador y director de algunos periódicos y, también, maestro de adultos. Eran masones –por si este dato añade algo contextual- él con título, ella no, por ser mujer (De Las Casas 1898, [facsimil 2004, prologado por Germán González]). Ambos hicieron un enorme trabajo por la alfabetización y la extensión de

la cultura en Canarias; seguían y usaban la obra escrita de los ilustrados canarios que les precedieron. Conocían y divulgaban la obra de Linneo y guardaban entre los documentos apreciados de su biblioteca una copia manuscrita de “La boda de las plantas” una oda a Linneo, original del ilustrado canario José de Viera y Clavijo (1731-1813), importante personaje, natural de los Realejos (Tenerife), historiador y naturalista (Carnero 1983, González Bueno & Puerto Sarmiento 1988, De La Nuez 1997). La oda consiste en un canto único, de 47 estrofas, donde con escrupulosa corrección, Viera describe los rasgos fundamentales de la clasificación botánica de Linneo (figura 2). Así se inicia:

“Los Desposorios de la amable Flora
Cantar en un vergel es mi deseo;
Templa su voz mi lira y suave implora
Para el epitalamio nó a Himeneo
Sino al que la Botanica ya adora
Por Numen fiel, al inmortal Lineo,
Al primero que vio en las plantas todas
Los sexos, los amores, y las bodas...”

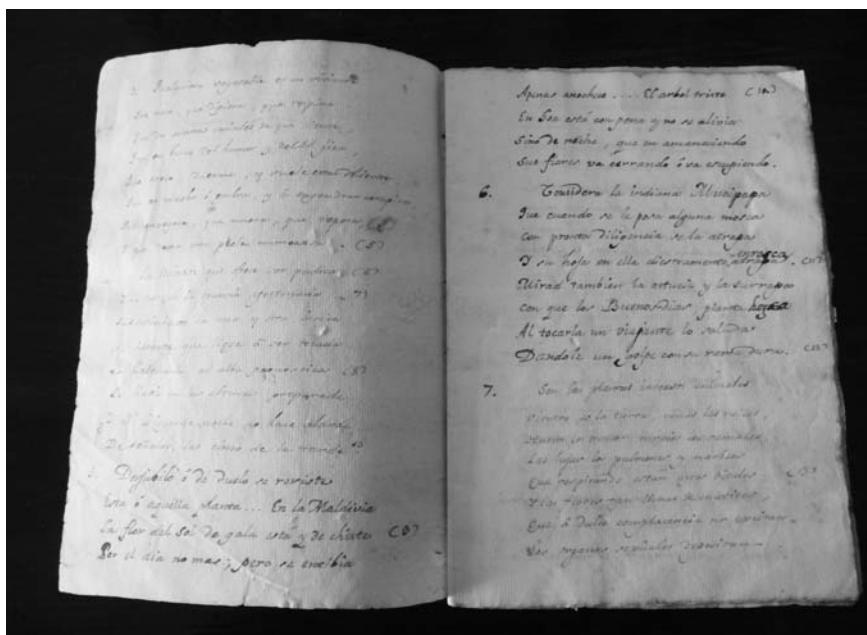


FIGURA 2. José de Viera y Clavijo *La boda de las plantas*. [manuscrito, colección particular]

La oportunidad histórica razón principal del éxito de la sistemática de Linneo y el final de su biografía

Como se comentaba más arriba, la sistemática propuesta por Linneo corresponde a las sistemáticas artificiales. Y dado que él consideraba la Naturaleza, y cada una de las especies, como obras acabadas y completas del creador divino, su único interés era poder conocerlas y nombrarlas. Por lo tanto, ese era el objetivo del agrupamiento. Y no lo era entender el mundo; para los orígenes ya estaba el creador. Y sin embargo con estas premisas, que a todas luces son pragmáticas y costosísimas sobre todo para el creador, Linneo como acabamos de ver, llega a ser el gran sistemático de la Historia, y el de más amplia vigencia. Frente -o en contra- de sus metodologías estaban científicos contemporáneos suyos, más avanzados ideológicamente, e insertos en la cultura vanguardista del momento en los países hegemónicos, como Inglaterra u Holanda y Francia o España. Y no fue por casualidad. Para analizar las razones clave de su éxito, me voy a basar de nuevo en el trabajo de Antonio González Bueno (2008), incluso en la interpretación histórica que hace este experto de la obra y papel del personaje.

Carl N. Linné, nació en Suecia (Smaland, Rashult) el 23 de mayo de 1707 -casi justamente un siglo antes que Darwin- con temprana afición por las plantas. Su ambiciosa expectativa era lograr la clasificación que recogiese a todas las criaturas de Dios, incluyendo también animales e incluso minerales; formado en la Universidad de Upsala, que en su época era bastión del escolasticismo más inmovilista (Richards 2011), realizó una obra que, con ligereza, podría considerarse un paso atrás en la nueva era ilustrada que surgía.

Pero, por más llamativo que parezca, la propuesta de Linneo tuvo enorme repercusión hasta prácticamente los años 50 del siglo XX (Stuessy 2009). Dos siglos de influencia directa es un record nada común. Pero conviene no olvidar algunos datos que completan la perspectiva sobre su obra. Linneo produjo un importante número de trabajos científicos muy documentados y rigurosos y en ellos no solo aportó sus propuestas sistemáticas sino que, además, fue él quien fijó las categorías taxonómicas –las ‘cajas’ de tamaño decreciente- que, junto con la de ‘familia’, que en el sentido actual fue propuesta algo más tarde (Stuessy 2009), son los taxones que perduran hasta hoy. Ya para él la categoría de especie es la más pequeña de las ‘cajas’ y constituye la unidad de referencia; el género engloba especies parecidas, y así sucesivamente: orden, clase y reino.

Y hay todavía una tercera gran aportación de Linneo, que fue la muy práctica idea de nombrar a la especie con el conocido binomio latino: *Homo sapiens*, *Quercus ilex*, *Xanthoria parietina*... Es decir dos palabras concordantes, la primera indica el género, y la segunda una característica propia solo de la especie en cuestión. Tal característica puede ser un rasgo morfológico de la misma o un nombre cualquiera que no lo lleve otra especie del mismo género; con mucha frecuencia este segundo nombre es propio y se dedica a personas a quienes se pretende honrar, por ejemplo *Astragalus castroviejoi*, en honor de Santiago Castroviejo, o *Salsola marujae*, dedicada a María Andrea Carrasco. Naturalmente ni las categorías se las inventó completamente Linneo, ni la nomenclatura binomial era demasiado distinta a lo que hicieron algunos predecesores suyos (Stuessy 2009); pero en ambos casos sus propuestas fueron claras y muy pertinentes.

¿Qué aporta la sistemática de Linneo para haber persistido más que otras? O dicho de otra forma ¿qué justifica el hecho de que la obra de Linneo lastre la sistemática biológica con un inmovilismo impropio de los tiempos?. Hay una tercera razón pero de mucho peso y que debió ser clave de su éxito científico: el acierto de su propuesta, la calidad de la idea misma.

Linneo consideró que ‘la fructificación’ incluyendo estambres, pistilos y otros rasgos de la flor y del fruto, constituyan la mejor referencia para basar una clasificación; lo debió creer porque eran rasgos universales, fáciles de observar, variables entre las distintas especies y muy fijos entre los individuos de la misma especie. Estas condiciones que reunen flor y fruto ya habían sido observadas por el naturalista alemán Conrad Gesner (1516-1565). Así es que la decisión de Linneo no se trataba de una ocurrencia a la ligera, sino de una idea sustentada en antecedentes muy sólidos. Además, desde el siglo XVII, Rudolf Jakob Camerer (Camerarius 1694) había relacionado las estructuras florales con órganos sexuales; según Stuessy (2009) y González Bueno (2008), Linneo había quedado muy impresionado por esta obra que presenta una detallada documentación experimental así como por el tratado posterior de Vaillant (1718) sobre el mismo tema. Así es que estos fueron los antecedentes de la clasificación general de Linneo (1735).

La clasificación agrupa a las plantas que tienen flores en 23 grupos a los que atribuyó rango de clases. Las que no tienen flores fueron severamente castigadas quedando encerradas en un único y críptico cajón de sastre

que era la clase XXIV. En ella, entre las algas, se incluían los líquenes, agrupados todos en un único género que denominó *Lichen*. Algo más tarde, Erik Acharius (1757-1819), su último discípulo (Karnefelt & Frödén 2007) segregó este género en géneros independientes de menores dimensiones (Acharius 1810).

Como se ha dicho, no era ésta una propuesta vanguardista en cuanto al tipo de sistema que aborda ya que era demasiado ‘artificial’ o muy subjetiva; al contrario que otros naturalistas contemporáneos suyos que implantaban ideas nuevas en torno a agrupamientos ‘naturales’ de los organismos vivos, postulando incluso la existencia de linajes ‘naturalmente’ emparentados (Stuessy 2009).

Linneo creía que su propia propuesta era la mejor para clasificar e identificar. El resultado que daba manejar un único buen carácter -un único tipo de caracteres relacionados con la fructificación-, era más convincente que manejar muchos caracteres menos adecuados. La pasión obsesiva por sus ideas, tal vez por la Ciencia, y un enorme espíritu militante le llevaban a intentar no solo ser leído, sino también a ser escuchado; para ello se apoya en sus discípulos estratégicamente dispersos y, sobre todo, realiza un gran esfuerzo personal viajando él mismo no solo a Holanda, país que tenía más cerca, y donde permaneció largo tiempo trabajando, sino también a Francia e Inglaterra para visitar a colegas e instituciones. Y, por cierto, en todos estos viajes y entre ellos, seguía aprendiendo; porque con el paso del tiempo, él fue quien mejor apreció las dificultades y contradicciones de su sistema. Continuó haciendo observaciones rigurosas y muchos ensayos sobre su propia clasificación; siguió toda la vida, hasta donde la salud mental le permitió, identificando planta tras planta. Al final supo apreciar el valor y la flexibilidad de las clasificaciones más integrales o más ‘naturales’ propuestas por otros colegas. También fue capaz de apreciar, a través de la experimentación, variabilidad en los caracteres entre los organismos de una misma especie y esto le hizo plantearse fuertes dudas sobre la inmutabilidad de las mismas (Larson 1971); pero no llegó a aceptarlo como un hecho. Porque para enfrentarse a la creación seguramente se encontraba ya muy mayor.

Con todo nada hemos hablado que justifique que, a pesar de sus aciertos y su eficaz pragmatismo, la propuesta linneana se acoja con tal euforia y fuerza. Hacen falta razones sociales, sociopolíticas y económicas para que un planteamiento científico o un descubrimiento pueda implan-

tarse de tal manera. Linneo tuvo esas grandes razones a su favor y por eso creemos que se justifica su impacto. Su obra surge en un momento, que abarca desde las décadas finales del XVII y la primera mitad del XVIII, en que las sociedades cultas de Europa se encontraron con la enorme diversidad de un planeta que se descubría (González Bueno 2008). Las numerosas expediciones científicas al nuevo mundo y los viajes por el oriente del Mediterráneo tuvieron como consecuencia el descubrimiento de un gran número de nuevas plantas que se recogieron y colecciónaron; plantas útiles y bellas que se llevaron a las huertas para ser aclimatadas como comestibles y como fármacos y para los jardines públicos y privados que por entonces se pusieron de moda y se construían en las principales ciudades y cortes de Europa. Y esto despertó, más y más, la curiosidad de la sociedad, creándose así la demanda de estos conocimientos. Ante tal situación y ante tantas expectativas, científicos e instituciones se enfrentaron con el árduo problema de identificar tanta diversidad. Parece evidente entonces que la obra de Linneo se lleva a cabo en un momento muy oportuno (González Bueno 2008).

*El devenir de la sistemática a partir de Linneo:
clasificaciones filéticas y la sistemática cladística*

¿Qué ocurrió con las otras clasificaciones naturales pre y postlinneanas? ¿No eran mejores dado que, además de los caracteres sexuales, combinaban otros muchos? ¿Por qué, siendo más completas y objetivas no superaron a la propuesta linneana? La respuesta más sencilla es que los resultados de tales clasificaciones no eran convincentes (Crespo & als. 1999). Y no lo eran porque no logaban acertar con unas relaciones evolutivas convincentes. Por eso persistía Linneo: al menos su propuesta servía muy bien para identificar las especies según la morfología de sus caracteres reproductivos.

Una vez que la teoría evolutiva transforma la visión de la Ciencia, los grupos naturales de las clasificaciones filéticas, se quieren ver como linajes emparentados según patrones evolutivos de selección natural. De hecho, esto ocurre entrado ya el siglo XX; estas sistemáticas filéticas desembocan en la sistemática cladística.

La cladística, del griego κλαδος [klados] rama, define las relaciones evolutivas entre los organismos basándose en las semejanzas de múltiples caracteres -en particular refiriéndose en su origen a caracteres

fenotípicos-. Es la más importante y reciente de las sistemáticas filéticas o evolutivas. Aunque no llega a construirse una sistemática cladística general; la cladística ha perdurado porque presenta un excelente método de análisis. Método que permite establecer los grupos de relación, de manera muy rigurosa utilizando como base la sinapomorfía -una propiedad o carácter derivado que aparece en un grupo- de tal manera que el conjunto de muestras que la presenta se convierte en un nuevo grupo o rama. En la definición debe entenderse que el carácter sinapomórfico deriva de otro que era ancestral y compartido por los antepasados. Desde el principio los resultados de este tipo de análisis se presentaron en dendrogramas o cladogramas lo que resultó imagen afortunada. Sin embargo la dificultad para discernir cuándo un carácter era sinapomórfico y cuándo los caracteres morfológicos comparados eran homólogos produjo resultados poco convincentes.

El análisis cladístico forma la base de la actual clasificación biológica, cuando el peso estructural lo tienen los caracteres moleculares, (secuencias de ADN). El autor que, con mayor frecuencia, se menciona como ‘padre de la cladística’ es el entomólogo alemán Willi Hennig (1913-1976). La cladística, se generaliza ya avanzada la segunda mitad del siglo XX, y supone una fuerte convulsión en la Sistemática biológica.

Los caracteres genotípicos del ADN como propiedades del análisis (Stuessy 2009) son en primer lugar caracteres universales y permiten comparar toda clase de organismos de lo más dispares, en segundo lugar son más sencillos de manejar en metodología cladista ya que se trata de comparar las bases o letras de una secuencia, y en tercer lugar se comparan caracteres homólogos porque el segmento de ADN que se compara entre las muestras ha sido acotado experimentalmente en la técnica habitual de PCR.

El banco público de datos genómicos *GenBank* (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) reúne más de 135 millones de secuencias relativamente cortas -alrededor de 600 pares de bases- de varios marcadores, que son segmentos de regiones conocidas del ADN de los organismos más dispares; evidentemente el trabajo está comenzando porque el número de organismos analizados es todavía un porcentaje pequeñísimo de aquellos 14 millones de especies estimadas y, además, los marcadores son también insuficientes y de muy pocos organismos se tienen varios marcadores. Y no es eso lo único, sino que falta muchas veces el registro

histórico; no conocemos la mayoría de los ancestros de los actuales seres vivientes y puede que, en muchos casos, nunca lleguen a conocerse. A pesar de todo, con lo poco que tenemos, se ha podido aproximar mucho en cuanto a la interpretación de los parentescos evolutivos de los principales grupos.

Me apresuro a aclarar la idea básica de que, en la construcción de la nueva sistemática, la información basada en las secuencias de ADN no es la única que interesa; sobre todo porque la historia del genoma de por sí, no explica la evolución; los marcadores moleculares para lo que si son prácticamente la única fuente de datos fidedigna es para establecer los parentescos filogenéticos a partir del análisis cladístico. Construir el modelo sistemático y entender la evolución requiere entre otros el estudio de los caracteres fenotípicos y de la forma en que éstos se heredan. Los grandes y los pequeños linajes se han expandido evolutivamente porque surgió, por azar, la o las mutaciones genómicas, pero sobre todo porque ésta o éstas, dieron lugar a un carácter fenotípico que resultó exitoso.

Se trabaja activamente en tratar de entender mejor la variación de los caracteres fenotípicos mismos y lo que podríamos considerar un buen diagnóstico de ellos como sujetos de la selección natural (Grube & Hawksworth 2007, Printzen 2010b) por otro lado, a la luz de las hipótesis filogenéticas actuales, se han abierto nuevas e interesantes perspectivas y esto está ayudando a comprender muchos aspectos de la evolución de los caracteres fenotípicos y de la Biología evolutiva de los linajes y las estirpes (Grube & Hawksworth 2007, Crespo & Pérez-Ortega 2009, Printzen 2010b, Lumbsh & Leavitt 2011).

*Propuestas sistemáticas de hoy:
la actual sistemática de los hongos*

Ya hemos dicho que toda planta que no tenía flor en el sistema linneano pasaba al ‘cajón’ de la clase XXIV. Los hongos eran plantas y con ellas quedaron ocultos en la socorrida clase que se calificaba con el elocuente nombre de criptógamas, que quiere decir reproducción -o boda- oculta porque no presentaban ‘fructificaciones’ reconocibles.

Los estudios cladísticos con bases fenotípicas no fueron demasiado numerosos en los hongos (Printzen 2010a). Posteriormente el estudio de algunas familias y géneros con marcadores moleculares

durante más de una década fue consolidando criterios y se fue asentando la idea de que en muchos casos los caracteres morfológicos habían conducido a agrupaciones taxonómicas que no se veían respaldadas por los resultados filogenéticos moleculares. Sin embargo, puede decirse que para la sistemática micológica la caja de Pandora se abre mediada la primera década de este siglo (Haworth 2006). A partir de entonces, ha avanzado extraordinariamente en cuanto a la amplitud y apoyo de sus propuestas, que se han ido recogiendo tanto en revisiones generales (Taylor & *als.* 2004, Lutzoni & *als.* 2004, Hibbet & *als.* 2007), como en otras focalizadas en grandes grupos (Spatafora & *als.* 2006) (figura 3), y ello sin olvidar las series monográficas *on-line* actualizadas periódicamente (www.fieldmuseum.org/Myconet). De hecho esta última se ha ocupado expresamente del mayor grupo de hongos que existe (*Ascomycota*) y, con *Index Fungorum* (www.indexfungorum.org), constituyen obras imprescindibles en la investigación en sistemática, así como en la utilización práctica de la misma. Otra herramienta *on-line* de primer orden es la que ofrece el *GenBank* (www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy).

La propuesta sistemática no está todavía cerrada en cuanto a los grandes taxones porque tampoco aquí se ha alcanzado un nivel satisfactorio en el conocimiento filogenético en particular en lo que afecta a lo que llamamos en la figura 3 ‘linajes basales’. Quedan muchas lagunas sobre el conocimiento de las relaciones evolutivas de estos entre sí y con los grandes grupos terminales (Berbee & *als.* 2000, Printzen 2010b, Lumbsch & Leavitt 2011); es decir todavía faltan datos para aclarar, con precisión, las relaciones antiguas entre los principales grupos (Printzen 2010b) y ello puede conducir a que, cuando éstas se conozcan, alguno de los grupos que ahora se identifican como monofiléticos se puedan conectar con otros y entonces la propuesta puede ser diferente. Para superar las deficiencias en las actuales filogenias se requiere un muestreo más completo de individuos y linajes e incrementar el número de marcadores moleculares utilizados (Miadlikowska & *als.* 2006, Lumbsch & Huhndorf 2007).

Filogenia de los líquenes y del proceso de liquenización; encuadre sistemático

Pese a las debilidades acusadas, vamos averiguando aspectos importantes que antes no se conocían sobre los hongos. Una de ellas es entender mejor el espectacular proceso que es la liquenización.

1. **Pezizomycotina**
2. **Saccharomycotina**
3. **Taphrinomycotina**
4. **Pucciniomycotina**
5. **Agaricomycotina**
6. **Ustilagomycotina**
7. **Glomeromycota (-mycotina)**
8. **Mucoromycota (-mycotina)**

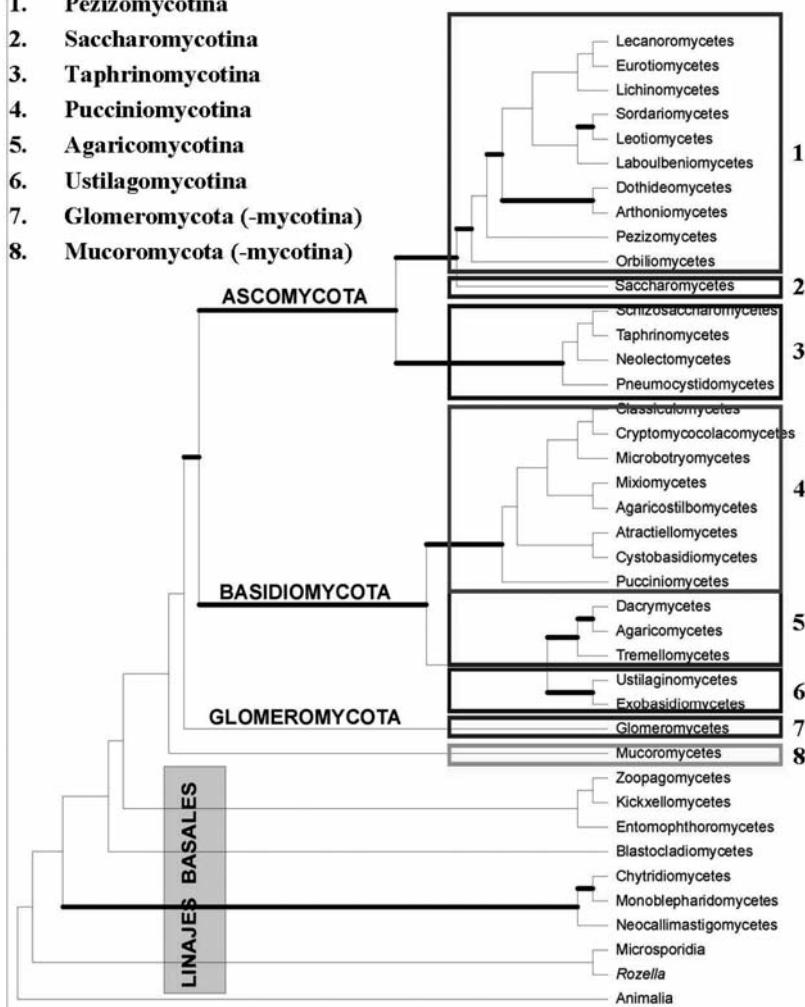


FIGURA 3. Relaciones filogenéticas entre los principales grupos de hongos, basadas en varios marcadores moleculares independientes (esquema propio a partir de Hibbett & als. 2007).

En el cladograma sólo las líneas en negro tienen respaldo estadístico alto. Los nombres terminados en -mycota son divisiones. La numeración de 1-8 corresponde a subdivisiones (-mycotina). En las ramas terminales se sitúan taxones del rango de clase (-mycetes).

Antes de entrar en la filogenia conviene recordar nuestras ideas sobre tan curiosos organismos. Los líquenes u hongos liquenizados, son hongos a pesar de todo. Aunque por su aspecto y por su fisiología no lo parece (figura 4). Estos hongos se asocian a ciertas algas o acianobacterias en una simbiosis mutualista estable, generación tras generación.

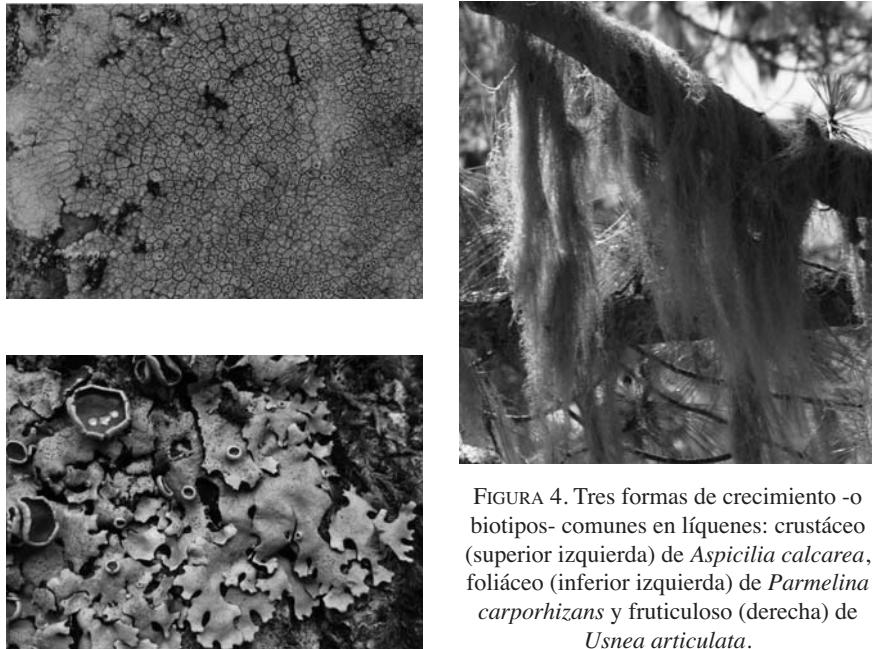


FIGURA 4. Tres formas de crecimiento -o biotipos- comunes en líquenes: crustáceo (superior izquierda) de *Aspicilia calcarea*, foliáceo (inferior izquierda) de *Parmelia carporhizans* y fruticuloso (derecha) de *Usnea articulata*.

El micobionte, que así se llama al hongo liquenizante, es estructuralmente dominante mientras que el fotobionte –algas unicelulares verdes *Trebouxiophyceae* y *Ulvophyceae* y/o Cianobacterias- se reduce a una activa colonia alojada en el interior del hongo, cerca de la superficie (figura 5). A

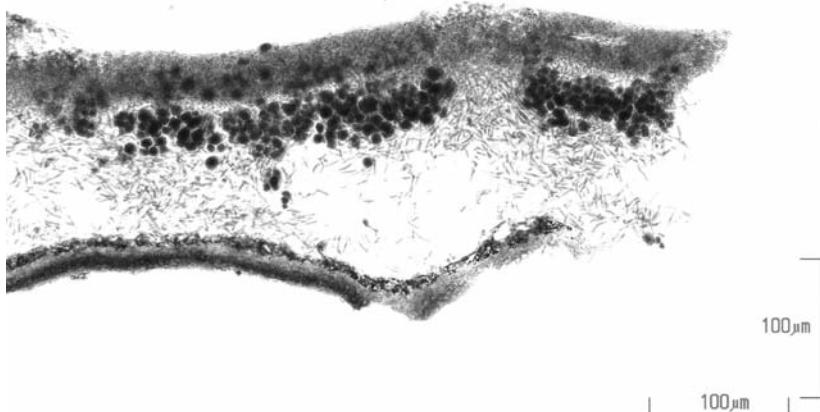


FIGURA 5. Corte en sección del talo del liquen *Parmelia omphalodes*. Los pequeños círculos negros son las algas (fotobionte) que se observan, más o menos concentrados, en una capa próxima a la superficie.

la estructura vegetativa que se forma, es decir al cuerpo de ese organismo dual, lo denominamos talo. Los fotobiontes, por cierto, son bastante poco específicos y muchos hongos liquenizan con la misma especie de alga. Incluso a veces, la misma especie de hongo –de liquen- simbota con distintas algas en función de la ecología o de la geografía. Los líquenes se desarrollan en todos los ecosistemas terrestres de todos los continentes y pueden llegar a dominar el paisaje en ambientes extremos, tales como los polares y alpinos (figura 6) y ciertos tipos de desierto (figura 7) aunque donde son probablemente más diversos sea en hábitats tropicales (Aptroot & Sipman 2001). Dado que mediante el proceso de liquenización los hongos pueden obtener hidratos de carbono por fotosíntesis -que realiza el fotobionte-, los líquenes pueden crecer en cualquier soporte, desde las rocas de las altas montañas, al suelo de los desiertos, las hojas de árboles y arbustos en localidades muy húmedas y hasta sobre el asfalto de las carreteras poco transitadas. Sólo están excluidos en lugares desérticos de aire seco y ambientes con atmósferas contaminadas. Su grado de adaptación al entorno puede deducirse de la amplia variabilidad de sus formas de desarrollo (figura 4). Juegan papeles ecológicos importantes, como ser pioneros en los suelos desnudos y las rocas, o ayudando a estabilizar el suelo en las regiones áridas y semiáridas, o contribuyendo a la afluencia de nitrógeno en algunos ecosistemas.



FIGURA 6 Varias especies de líquenes fruticosos sobre rocas. Fotografía tomada por L. G. Sancho, en 2005, en las montañas de Isla Navarino (Tierra del Fuego, Chile).



FIGURA 7. Cojinetes del liquen fruticuloso *Teloschistes capensis*. Fotografía tomada por P.K. Divakar, en 2005, en Alexander Bay (Sudáfrica).

Desde que se conocieron las posibilidades de manejo de las herramientas moleculares los estudiosos de los líquenes se dispusieron a averiguar lo básico sobre su origen filogenético. Las primeras aproximaciones permitieron confirmar que, como se esperaba, la liquenización es un proceso polifilético y parece que también reversible (Gargas & *als.* 1995, Lutzoni & *als.* 2001). Luego se ha ido viendo cuales son los linajes de los hongos en los que ha tenido lugar este tipo de simbiosis y se ha visto que se trata de grupos de hongos que podemos considerar derivados o relativamente recientes (figura 8); la mayoría de ellos se incluyen entre los *Ascomycota* y sólo el 2% de las especies son *Basidiomycota* (Schoch & *al* 2009, Lumbsch & Leavitt 2011). Dentro de los *Ascomycota* se encuentran en el gran subfilo de los *Pezizomycotina*, alojados en cinco clases, que quedan filogenéticamente agrupadas en la superclase terminal denominada *Leotiomyceta* (Lumbsch & Leavitt 2011); sin embargo, la clase de los *Pezizomycetes*, próxima a las otras cinco citadas pero menos recientemente derivada, carece de líquenes. Asimismo, en los subfilos *Taphrinomycotina* y *Saccharomycotina*, que derivaron todavía más tempranamente, tampoco se encuentran taxones liquenizados (Hibbett & *als.* 2007, Schoch & *als.* 2009, Lumbsch & Huhndorf 2010, Lumbsch & Leavitt 2011). Entonces, con las necesarias precauciones, podría afirmarse que la liquenización, del tipo que la conocemos en los Ascomicetos, es relativamente reciente y solamente en una de las clases -la de los *Lecanoromycetes*- es un carácter o

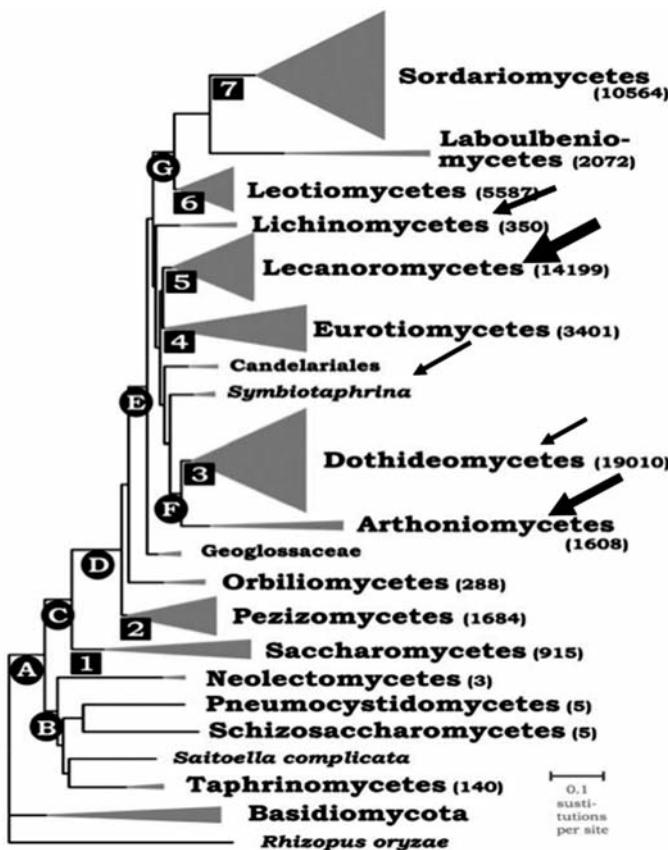


FIGURA 8. Relaciones filogenéticos en los principales grupos de *Ascomycota* basadas en varios marcadores moleculares independientes. A-G representa las superclases; 1-7 representan las clases. Entre paréntesis se indica el número de especies descritas. Las flechas indican los grupos en los que hay especies liquenizadas (*fide* Schoch & als. 2009)

condición que podemos considerar como ancestral o como carácter primitivo en el linaje; en las demás clases de Ascomicetos la liquenización, cuando se produce, es un carácter derivado (Schoch & als. 2009). Decíamos que el proceso se ha producido recientemente. Pero decir ‘reciente’ es decir poco. Ahora ya, también con las debidas reservas por la escasez de fósiles, gracias a los datos filogenéticos, podemos ditarlo, aunque sea de forma no muy exacta.

Así, por ejemplo, se ha podido proponer una fecha para la aparición del principal linaje - la clase de los *Lecanoromycetes*-. Éste se separaría evolutivamente de su grupo hermano que son los *Eurotiomycetes* -el taxon

que incluye a los muy conocidos géneros *Aspergillus* y *Penicillium*- hace entre 280 y 330 millones de años (Lucking & als. 2009). Esto equivale a decir que los líquenes comunes, los que nos son más familiares, llevan sobre el planeta unos 300 millones de años. Sin embargo, dentro de ellos, hemos averiguado también que los grandes líquenes foliáceos, los que crecen mayoritariamente sobre los árboles -el grupo Parmelioide-, se diversifican mucho más recientemente, en torno al límite K / T (alrededor de 65 millones de años), y sus principales ramas se separaron hace entre 30 y 50 Maños, durante el Eoceno y el Oligoceno (figura 9). La radiación a través de todo

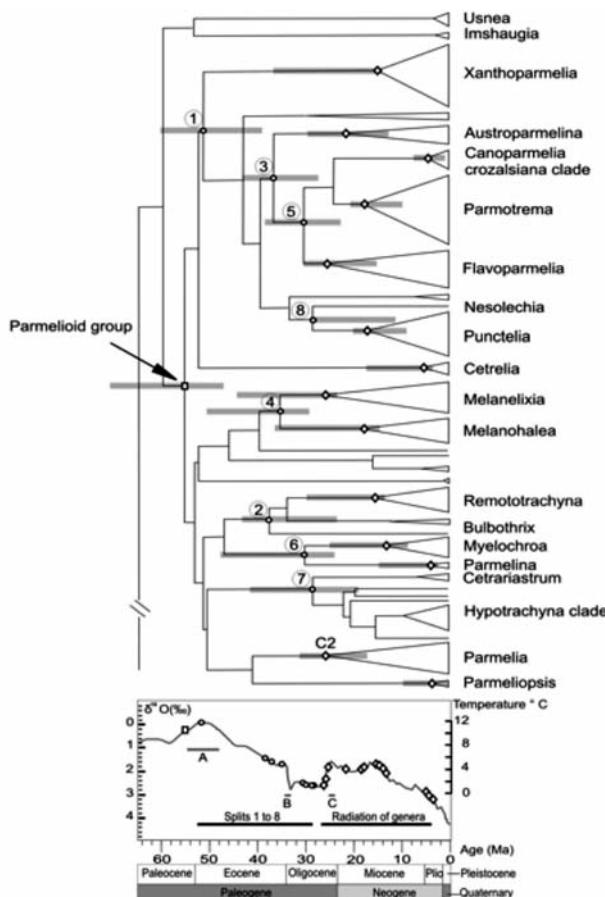


FIGURA 9. Relaciones filogenéticas entre los principales linajes parmelioideos; en la gráfica inferior se muestra como la primera radiación del grupo (60 Ma) se produjo justo antes del efecto invernadero ocurrido en el óptimo climático del Eoceno temprano (52 Ma). La mayor parte de los linajes se originan durante los enfriamientos y glaciaciones del Eoceno y Oligoceno (Amo de Paz & als. 2011).

el mundo de los géneros, o linajes menores, se produjo en las condiciones de cambios climáticos de principios del Oligoceno, Mioceno y Plioceno temprano desde hace 25 Maños a prácticamente la actualidad (Amo de Paz & *als.* 2011).

En cuanto a la sistemática de los hongos liquenizantes los intentos anteriores a la época molecular, se planteaban como ensayos provisionales de sistemáticas parciales que no volvían a revisarse (Poelt 1973a, 1973b). En taxones intermedios, como en las Parmeliáceas, la mayor familia de líquenes, la controversia entre unos autores y otros alcanzaba, cuando menos, un divorcio entre escuelas o corrientes que se mantenían aferradas a sus conceptos (Crespo & *als.* 2011); no se estaba de acuerdo en el concepto – contenidos y circunscripción- de la familia ni, por supuesto, había acuerdo en cuanto a los caracteres sobre los que apoyar la sistemática.

Tal vez por este estado de cosas es por lo que las sistemáticas moleculares eran esperadas en liquenología. Sin embargo, la puesta en común entre las ideas más clásicas y los cambios conceptuales, que llegan a través de análisis filogenéticos, se fue efectuando de manera muy gradual (Lumbsch 2000, Grube & Winka 2002; DePriest 2004, Lumbsch & Huhndorf 2007, Crespo & *als.* 2010a; Printzen 2010a, Lumbsch & Leavitt 2011). Baste decir que entre las décadas de 1980 y 1990 ambos tipos de planteamientos, digamos ‘clásicos’ y ‘modernos’, viven su vida independientemente. Las nuevas filogenias que van produciéndose, no entran en discusión con las propuestas sistemáticas vigentes (Crespo & Cubero 1998, Mattsson & Wedin 1998, Arup & Grube 1998). Pero eso cambia a partir de la del 2000. Hoy se afrontan y se discuten las discrepancias y semejanzas entre ambos tipos de resultados. Y paralelamente cada vez se va entendiendo mejor el papel evolutivo de los caracteres morfológicos -y químicos- y su forma de uso en la sistemática moderna.

La sistemática filogenética en taxones intermedios: Parmeliáceas

Lo que nos interesó en nuestra investigación, desde mediados los 90’, fue precisamente el debate entre filogenia y sistemática en los hongos liquenizados, entre caracteres fenotípicos y evolución histórica de los linajes, y decidimos abordar el problema a través del estudio de la gran familia de las Parmeliáceas que como hemos advertido era sujeto de fuerte controversia. Además consideramos entonces que, dadas sus di-

mensiones (*ca.* 2.500 especies), variabilidad fenotípica –morfológica, química, ecológica, geográfica y presumiblemente paleohistórica- era un grupo muy adecuado como modelo. Nos pareció que nos permitiría enfrentarnos a un buen número de problemas evolutivos relacionados. Paralelamente influyó en nuestra decisión la circunstancia de que, tras años de trabajo en la sistemática clásica y en la ecología del grupo, teníamos un conocimiento de las especies, de los caracteres y de los hábitats que podría resultar de gran valor añadido.

Nos propusimos confirmar que nos encontrábamos ante un linaje natural (monofilético) y confirmar la solidez filogenética de los múltiples géneros segregados sobre todo en la década de 1970 dentro de lo que se aceptaba hasta entonces como género *Parmelia* (Hale 1974, Krog & Swinscow 1979). Según los autores más discrepantes con relación a aquellas propuestas genéricas (Hawksworth & *al* 1980, Elix 1993, Hawksworth 2006), la mayoría de las segregaciones se apoyaban en caracteres morfológicos vegetativos o en la presencia de metabolitos secundarios.

El objetivo de confirmar la monofilia de este gran linaje, se aborda mediante la inclusión en la muestra de un alto porcentaje de los supuestos linajes genéricos, incluyendo los más controvertidos que para algunos autores constituyan otras tantas familias como las Usneáceas e Hipogimniáceas (Poelt 1973a); nosotros pensábamos que se trataba de una rama monofilética por la presencia, en todos los géneros de todos los grupos, de un carácter morfológico ligado a la reproducción. Tal carácter consistía en un tejido especial, llamado cúpula, que rodea al cuerpo fructífero de todo este dicutido grupo y que había sido destacado por autores del segundo tercio del siglo XX (Letrouit-Gallinou, 1970, Henssen & Jhans 1974).

Tras los análisis moleculares de varios *loci* y un muestreo amplio, la hipótesis pudo confirmarse. Así se concluyó, por un lado, que la familia es monofilética (Theler & *als.* 2006, Crespo & *als.* 2007) y, por otro, que el carácter morfológico observado se portaba como una sinapomorfía, en relación con la topología del árbol filogenético molecular. Ahora podemos suponer que el carácter -por si solo o combinado con otros- resultó un éxito evolutivo en la irradiación de la familia (Crespo & *als.* 2007, Crespo & *als.* 2010a).

El segundo objetivo de nuestra investigación sistemática sobre *Parmeliáceas* era valorar la consistencia de los géneros. Tratamos de ver,

en primer lugar, si de un estudio estadístico clásico se obtenía algún modelo que correlacionase caracteres fenotípicos y agrupamientos cladísticos (Crespo & *als.* 1998). Se siguió el detalle de Elix (1993) que comparaba un gran número de caracteres en la mayoría de los géneros de la familia; el resultado del estudio condujo a una nula relación entre los géneros ya que éstos se disponían en un dendrograma de estructura pectinada, donde las ramas quedaban inconexas. Este trabajo pudo poner de relieve, en el caso concreto de los líquenes, que los caracteres fenotípicos no eran capaces de indicar relaciones entre los géneros. Se argumentó que la complejidad y el difícil manejo cladístico de los caracteres morfológicos podría ser la causa más probable. Se proponía que, en el futuro, se discutieran las relaciones entre los géneros mediante un estudio más amplio y completo de los mismos usando caracteres moleculares (Crespo & *als.* 1998).

Así se inició el estudio de los géneros a través del tratamiento filogenético, utilizando marcadores moleculares adicionales e incluyendo un gran número de linajes en el muestreo, lo que se realizó, en varias aproximaciones, en casi diez años (Crespo & *als.* 2001, 2010a). Los resultados fueron evidenciando, en primer lugar, que la familia se conforma incluyendo una serie de grandes troncos a su vez monofiléticos (Parmelioides, Usneoides, Hipogimnioides, etc.) (figura 10) que evolucionan independientemente y que no sabemos todavía cómo se emparentan entre sí. Como segunda conclusión se constata que, en la mayoría de los linajes, no encontramos caracteres fenotípicos sinapomórficos. Ni siquiera la forma de crecimiento, el biotipo, sobre cuya importancia evolutiva se había especulado con frecuencia, es una sinapomorfía (Crespo & *als.* 2007); tampoco las tasas de mutación se mantienen constantes a lo largo del tiempo en los grandes linajes, de tal manera que los clados o ramas tropicales y subtropicales experimentan tasas de mutación significativamente mayores (Divakar & *als.* 2005). No se descarta la posibilidad de que, al tener las especies de ambiente tropical húmedo un crecimiento muy activo, ello conduzca a mayor número de generaciones lo que pudiera justificar el incremento de las tasas.

En relación con los distintos linajes genéricos de parmeliáceas se ha podido constatar que, en muchos casos, los géneros propuestos por sus caracteres morfológicos, constituyan linajes monofiléticos que se pueden respaldar en el contexto de la moderna sistemática, en tanto que otros eran polifiléticos y necesitaban ser revisados en profundidad. Los géneros que habían sido segregados teniendo en cuenta exclusivamente el color de los talos –

debido a la presencia de ciertos metabolitos secundarios (*Neofuscelia*, *Paraparmelia*, etc.)- resultaron siempre polifiléticos (Blanco & als. 2004). Asimismo, los que se habían basado en detalles morfológicos relacionados con estructuras vegetativas como la reticulación superficial (*Rimelia*), tampoco quedaron confirmados como linajes independientes (figura 10) (Crespo & als. 2010a). Es decir parece claro que, entre los caracteres fenotípicos, son los reproductivos los que mejor reflejan la filogenia del grupo.

Al tiempo que se iban completando datos sobre la filogenia, se iba intentando estudiar -o revisar- los caracteres morfológicos precisamente a la luz de la topología filogenética; es decir, se comienza a usar los linajes filogenéticos que se configuraban en los análisis moleculares como hipótesis de semejanza fenotípica. Se abordaron así principalmente los caracteres morfológicos relacionados con la reproducción sexual (cuerpos fructíferos, ascosporas) y también, aunque en menor medida, los conidios o esporas mitóticas.

Así, ciertos linajes que las hipótesis filogenéticas moleculares presentaban como monofiléticos, fueron revisados, estudiándose con detalle la morfología de las especies. Por este camino se apreciaron, en algunos casos, apomorfías. Esto ocurrió en *Xanthoparmelia*, que con unas 800 especies es el género más numeroso de la familia y probablemente uno de los más amplios en los hongos liquenizados. Se pudieron confirmar aquí varios caracteres fenotípicos sinapomorficos: un tipo especial de ascósporas, rasgo que no había sido observado antes (Del Prado & als. 2007) y la presencia de un polisacárido estructural en la pared de las hifas que también resultó exclusivo del grupo (Blanco & als. 2004). Como hipótesis podría entonces postularse que la concurrencia en este linaje de varios caracteres fenotípicos sinapomórficos se pudiera correlacionar con la fuerte pulsión de especiación que experimenta el género.

Sin embargo, en la mayoría de los demás géneros esto no ocurrió. Es más, ni siquiera algunos caracteres reproductivos estudiados fueron apomórficos; más bien resultó que dos o más linajes filogenéticamente distantes pueden presentar el mismo carácter y estado (Crespo & als. 2010a, Divakar & als. 2010b) (figura 10).

Se pudo concluir, del estudio filogenético de la familia *Parmeliaceae*, que los caracteres fenotípicos, al menos los que habíamos venido usando

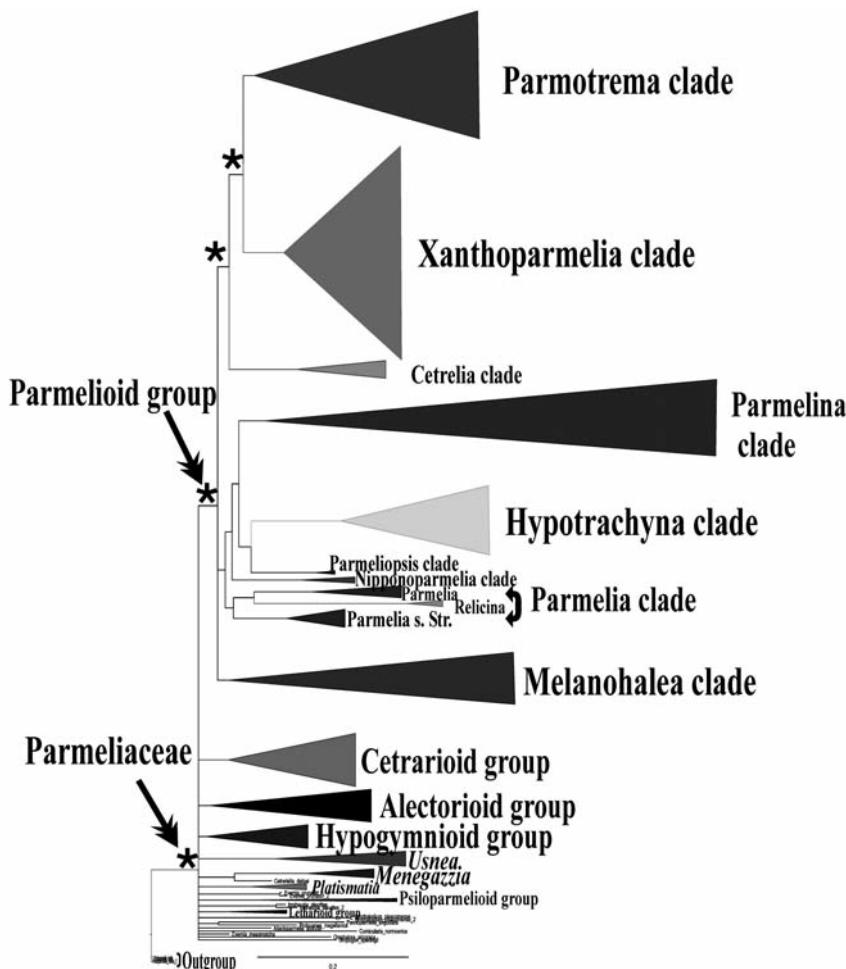


FIGURA 10. Principales linajes de la familia *Parmeliaceae* basados en varios marcadores moleculares. Se muestra la monofilia de la familia. Se puede apreciar el gran grupo de los parmelioideos. Entre los grandes linajes parmelioide, cetrarioide, alectrioide, hipogymnioid etc no se conocen relaciones de parentesco (Crespo & als. 2010a).

hasta hoy y en la forma en que fueron usados, no son buenos para reconstruir filogenias. La situación más habitual es que los caracteres fenotípicos en estos hongos se ganen y se pierdan en los distintos linajes, incluso más de una vez a lo largo del tiempo evolutivo. También puede afirmarse que la filogenia molecular está proporcionando hipótesis que permiten llegar a una mejor interpretación de los caracteres morfológicos (Printzen 2010, Crespo & als. 2011, Lumbsch & Leavitt 2011).

5. La especie: el salto cualitativo de Darwin

Como decía al principio, si Linneo es la piedra angular en la sistemática como esquema de ordenación, Darwin representa la otra gran columna en que se apoya la investigación botánica: la especie como unidad del sistema de clasificación. Y dicho sea desde ahora, entender la evolución de los organismos es, en buena medida, entender el cómo se originan las especies por efecto de la selección natural. Esa es la hipótesis de la colosal aportación de Darwin, sobre todo en el trabajo que da lugar a su obra *On the origin of Species by Means of Natural Selection* (1859), que constituye un hito en la ciencia y en la cultura de la humanidad.

Muchos naturalistas sistemáticos anteriores a Darwin se habían percatado de la existencia de variaciones individuales notables en organismos que estaban considerados como pertenecientes a una misma especie. Cualquiera que se acercaba al estudio sistemático riguroso de las plantas se encontraba con que la variación que afecta a los individuos de una misma especie también conduce a que individuos de distintas especies puedan parecerse entre sí. Por eso, cuando Darwin y Wallace (1823-1913) plantean la selección natural como el procedimiento por el que se explican las variaciones en las especies, y esto lo respaldan mediante rigurosas observaciones, se abre el nuevo paradigma. La idea de Darwin (1858) que subyacía igualmente en el ensayo de Wallace (1858) simultáneamente publicado, constituyó la base de la biología moderna. Esta explicación, basada en la selección, era más plausible -más sencilla- que pensar en que los parecidos o las variaciones se debieran a un plan de creaciones diseñadas por el poder divino. Y así Darwin y Wallace entierran formalmente el tambaleante concepto ‘inmutable’ o esencialista de especie implantado desde Aristóteles, y nos trasladan a la modernidad, al nuevo mundo de la Ciencia biológica.

Como autor, o coautor si se quiere, de este esperado y convincente descubrimiento, nos acercaremos a la figura de Darwin. La literatura sobre él es ingente, y más ahora, tras el bicentenario de su nacimiento, celebrado en 2009. De hecho existe una completa página web con actualización permanente, que recoge amplio espectro de cuanto se quiera saber de él (Van Wyhe 2002). Es muy interesante, para cualquier tipo de público, acceder a sus muchas biografías, algunas incluso noveladas y algunas también recreadas, combinando la ficción con aspectos de interés científico (Arsuaga 2009). A mi entender es muy recomendable para los más interesados en una

perspectiva técnica, la reciente edición de J. Endersby (2009) de *On the origin of Species...* Mi intención en este capítulo es atender al objeto científico –especie, reconocimiento y delimitación de las mismas- y observaremos que todos los problemas que hoy nos interesan fueron ya suscitados y discutidos por Darwin. En el aspecto biográfico únicamente pretendo destacar, a partir de sus propios escritos, algunos rasgos personales que encuentro interesantes y que creo aportan un perfil humano del científico. Quiero atender preferentemente a lo que Darwin dice sobre si mismo y centrarme en uno de los primeros libros que definitivamente estimularon mi carrera profesional. También en este capítulo, volveré a detenerme en lo que tengo experiencia en materia de investigación.

Darwin a través de si mismo

Me estoy refiriendo al ensayo *Sobre el origen de las especies por la selección natural*. Mi *El origen...* es una edición de 1963, comprada en la Cuesta de Moyano en Madrid, en 1968; es de Ediciones Ibéricas, en dos tomos, de la casa editorial Bergua (figura 11). Esta edición es de las que va precedida de la autobiografía y de un preámbulo de antecedentes de la obra propiamente dicha que se titula “La opinión científica” –de Darwin, se entiende-. El perfil presentado por Darwin, sobre si mismo, me parece muy interesante, combinando ‘una de cal y otra de arena’ sobre su autoestima.



FIGURA 11. Charles Darwin. *El origen de las especies...* [Ávila]: Ediciones Ibéricas, 1963

Como se sabe, Charles R. Darwin nació en Inglaterra (Shrewsbury, East Midlands) en 1809. Era nieto, y lo tenía muy a gala, del neolamarkista Erasmus Darwin (1731-1802), al que sin embargo no conoció. Fue entonces hijo de una familia bien acomodada y culta. Según su autobiografía, desde que tiene recuerdo de si mismo le interesó más que la Botánica, conocer los nombres de las plantas aunque, también de niño, superó la tentación de orientarse a la Química jugando a fabricar “gases y compuestos”; desde la primera infancia se declara coleccionista de todo, sellos y monedas o conchas, piedras e insectos.

Según sus palabras, esta pasión muy fuerte en él “por reunir objetos lleva al hombre a ser naturalista sistemático, anticuario, o tacaño”.

Los contactos de Darwin con la liquenología

Hay algo que me faculta para decir que es muy temprana la relación de Darwin, si no con los líquenes, si con los liquenólogos. En la escuela primaria, Darwin se hizo amigo de William Allport Leighton (1805-1889), que luego fue un notable colega mío. Me gusta que Darwin compartiera colegio con el autor de una flora de líquenes, en la cual se interpretó muy apropiadamente la función sexual de los cuerpos fructíferos, con excelentes dibujos, lo que suponía un buen avance en la sistemática linneana, donde el mismo Leighton cree mejorar con relación a Erik Acharius, el discípulo de Linneo que se encargó de este tema (Leighton, 1851). Puede que aquellos orígenes no fueran sin embargo muy significativos en la biografía de Darwin como liquenólogo dado que ambos eran niños cuando Leighton, algo mayor, soportaba las historietas de Darwin en las que se inventaba, entre otras cosas, que sabía producir flores de diversos colores.

El siguiente contacto de Darwin con los líquenes nos lleva ya a su viaje en el *Beagle*; entonces recolectó también líquenes que, por cierto, no envió a Leighton sino a John Stevens Henslow (1796-1861), el profesor de Cambridge que fue su mentor y amigo (Darwin 1967) en épocas más maduras. Henslow los envió al micólogo Miles Joseph Berkeley (1803-1889), de la Linnean Society, junto con otros materiales ‘criptogámicos’ y éste se los reenvió, sin haberlos estudiado, al eminente botánico de Kew, y célebre explorador, Josep Dalton Hooker (1817-1911), por cierto yerno de Henslow.

Hooker identificó muchos de los especímenes darwinianos (Galloway 2009). Luego parte de la colección del *Beagle* acabó en el herbario Farlow

de Harvard y otros fueron integrándose en la colección general de líquenes del Natural History Museum (British Museum) (NHM) de Londres. Todavía hubo algunos otros que se extraviaron porque en 1973, en un desván de la torre oeste de las frontales del edificio histórico de Cronwell Road, mi colega David Galloway encontró otra pequeña colección enviada desde el *Beagle* que procedía del archipiélago chileno de Chonos (Galloway, 2009). En todo caso, los materiales recolectados por Darwin se consideran importantes para la liquenología sudamericana, no solo por su valor histórico sino por el interés científico que reportan y por las anotaciones que figuran en muchos de los pliegos (Galloway 2009).

Los estudios universitarios de Darwin y el impacto formativo de la Universidad

Tras la digresión liquenológica, sigamos con otro apunte biográfico sobre Darwin; sus estudios universitarios, se reparten entre la Universidad de Edimburgo y la de Cambridge. En la primera constata que no quiere ser ni clérigo ni médico y se inicia como naturalista; aunque el deporte cinegético le atrae tanto o más. Cultiva allí su afición por distintos aspectos de la Ciencia Natural el estudio de los animales más dispares y sobre todo la Geología. Y fue en estos temas un estudiante curioso y ávido de conocimiento. Pero no del tipo de conocimientos que su padre esperaba; y como tampoco Darwin estaba demasiado satisfecho de su rendimiento, de común acuerdo decidieron su traslado a la Universidad de Cambridge.

El paso de Darwin por esa gran Universidad es algo sobre lo que él mismo se extiende en su relato autobiográfico (Darwin 1963), lo que me anima para hacer ahora alguna reflexión personal. Sin duda fue una importante época de la vida del gran naturalista, que él valora mucho, destacando el excelente ambiente académico que allí disfrutó. Tanto como para ser muy crítico sobre su propio aprovechamiento, ya que dice literalmente:

“Desperdí el tiempo en Cambridge, peor aún, lo empleé malamente. Porque debido a mi pasión por el tiro al blanco, por la caza y por montar a caballo, me uní a una serie de jóvenes algunos de los cuales eran de costumbres relajadas: comíamos juntos y, en ocasiones que no eran raras, bebíamos demasiado, cantábamos en voz muy alta y jugábamos después a las cartas. Sé que debiera avergonzarme de aquellos días y de aquellas noches que tan vanamente empleé; pero no puedo evitar que su recuerdo me sea placentero en verdad”.

El escrito autobiográfico de Darwin relata la atmósfera de la Universidad de Cambridge como un centro activo, con una gran oferta científica variada y atractiva para profesores y para un estudiante interesado. Allí podía escuchar a los más notables científicos de la época. En sus reflexiones sobre la vida académica destaca dos rasgos: el elenco de brillantes estudiantes, que luego fueron conocidos ingenieros y presidentes de compañías industriales, artistas o científicos, y el de eximios profesores. Y Darwin admite que ambos, profesores y colegas, marcaron su vida científica.

Aprecia también Darwin la flexibilidad docente que la Universidad le ofrecía al destacar el tiempo del que disfrutaba para leer –señala expresamente haber leído en esa época los libros científicos que más influencia tuvieron en su vida- o para ampliar sus estudios en aquellos temas que más le interesaban. Hizo trabajo de campo acompañando al botánico profesor Henslow en múltiples ocasiones y un estudio geológico por el norte de Gales, en una campaña importante acompañando al geólogo profesor Sedgwick. Con no más de veinte años pudo reunir una excelente colección de escarabajos usada como material científico en ilustraciones de la fauna británica de James Francis Stephens (1792-1852). A buen seguro que, con tales pautas, no podría haber aprobado doce asignaturas por curso con exámenes y más exámenes.

El impacto entre sus contemporáneos

Como hice con Linneo, recojo a continuación, algunas opiniones de Darwin sobre sí mismo. Me baso en la autobiografía que he venido comentando. En Cambridge, comparándose con los demás estudiantes decía: “Algo debía haber en mi que yo desconocía, superior a los demás estudiantes cuando algunos alumnos tan distinguidos [...] y otras personas de categoría social, me honraban con su compañía”. En todo el texto hay frecuentes alusiones a su ambición ya comentada por ocupar un lugar entre los hombres de ciencia e incluso hace referencia a la acogida internacional de su obra:

“Mis libros se han vendido muy bien en Inglaterra, han sido traducidos a muchas lenguas y han alcanzado varias ediciones en varios países extranjeros. Se dice que el éxito que logra nuestra labor en tierras extrañas es la prueba mejor de que han de perdurar. [según esto] Mi nombre habrá de durar algunos años”.

Sobre la difusión alcanzada por su obra, da detalles en relación con el éxito de *El Origen...* haciendo un recuento de las varias ediciones aparecidas en poco tiempo, y sobre las traducciones difundidas en otros idiomas, y continúa: “En cuanto a críticas, sin contar las aparecidas en los periódicos, sino sólo los libros, folletos y ensayos que se han ocupado de mi obra, he contado 265, y resisto a continuar la colección: Alemania especialmente me ha dedicado cada dos años un catálogo o bibliografía sobre ‘Darwinismus’. O también “Me creo superior al común de los hombres en atisbar hechos que escapan fácilmente a la atención general”. O “Mi labor ha alcanzado casi el grado mayor a que se ha podido llegar en la observación de hechos y en la recopilación de datos”. Y, como resumen, se humaniza ante los lectores con una de cal y otra de arena al decir:

“El éxito que he alcanzado como hombre de ciencia [...] ha sido determinado por cualidades y condiciones complejas [...] las más importantes han sido: amor por la ciencia, perseverancia ilimitada en la reflexión de todo asunto, diligencia en observar y recopilar datos, una regular imaginación y también un regular sentido común. Siendo tan parcas y tan medianas mis aptitudes sorprende realmente que haya podido yo ejercer tan considerable influencia en las opiniones de los hombres científicos en determinados aspectos de significación y trascendencia”.

Es decir, sabiéndose grande, lo señala con todo rigor, como Linneo lo sabía y lo señalaba, Darwin parece que busca que el común de sus lectores le miremos con afecto. Y es esa diferente pragmática, como lo expresa la filóloga Violeta Demonte, es lo que hace mucho más atractiva la figura de Darwin.

*Nada en Biología se entiende sin Darwin;
mucho menos el concepto de especie*

El posterior progreso de los conocimientos biológicos completa y confirma la teoría de Darwin y su visión del origen de la variación en las especies (Mayr 1942, Lewontin 1970, Dobzansky & als. 1977). Así, los trabajos de Mendel sobre la transmisión hereditaria de los caracteres, la teoría de la mutación de De Vries y las aportaciones de la genética de poblaciones fueron completando el cuadro para fraguar, entre los años 20 y 30 del siglo pasado, la moderna aproximación al modelo de lo que se suele denominar ‘teoría sintética de la evolución’. Luego se integran otros grandes avances como, el descubrimiento en 1953 de la estructura del ADN por Watson y Crick y los progresos en el conocimiento de muchos mecanismos celulares

y el progreso decisivo de la biología del desarrollo. Todo ello opera facilitando que podamos comprender mejor las diferencias entre genotipo y fenotipo que se observa en individuos, poblaciones y especies (Lewin 1997). Como sentencia ya, en 1973, Theodosius Dobzhansky "nothing in biology makes sense except in the light of evolution" [nada en Biología tiene sentido si no es a la luz de la evolución]. Y precisando en tan célebre aserto, nada se entiende hoy en sistemática, y en el moderno concepto de especie, sin Darwin.

Sin embargo, aunque la idea darwiniana proporcionaba un excelente esquema para entender la variación de las especies, el definitivo impacto de la teoría evolutiva en la sistemática biológica, se produce con cierto retraso. Ya comentábamos esto al aludir al cambio de paradigma en la sistemática. Es decir, las ciencias sistemáticas, sin estar al margen del progreso de las restantes disciplinas biológicas, avanzaban lentamente hasta hace unos veinticinco años en que, tras la generalización del uso de una innovación tecnológica - la automatización de la amplificación de ADN mediante la manipulación *in vitro* de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) (Mullis & *als.* 1986)-, se facilita la posibilidad de usar rasgos del genoma -secuencias de ADN- como datos de entrada en el análisis cladístico, además de -o en lugar de- usar solamente los caracteres fenotípicos de las especies u organismos. A partir de entonces se progresó muy deprisa en cuanto se refiere a combinar propiedades para que los criterios evolutivos genéticos –ahora ya filogenéticos- armonicen con los fenotípicos para establecer las categorías sistemáticas. ¿Cómo opera este proceso en la definición de la unidad de observación de la biodiversidad que es el concepto de especie?. Lo veremos.

La especie: una breve historia del concepto hasta Darwin

Para una detallada y, a mi juicio, brillante síntesis de este tema puede servir el ensayo de Richards (2010). Repasando rápidamente los principales cambios o concepciones que ha sufrido el concepto hay que destacar algunos hitos muy significados que recojo de Stuessy (2009).

La aportación del británico John Ray (1627-1705) debe ser citada, porque introduce la idea de variación aplicándola al antiguo concepto de esencia de Aristóteles, asumido en la visión escolástica.

Linneo, en tal esquema escolástico esencialista, deja bien establecido que las especies han sido creadas por Dios y que cada una posee una esencia

inmutable, que identifica con el religioso (Stuessy 2009). El concepto linneano es lo que en la expresión habitual consideramos la ‘morfo-especie’, que incluye individuos con rasgos o caracteres morfológicos comunes distintos de los que presentan otras especies; no admitiendo la variación entre los organismos de la misma especie más que como un puro accidente. Este concepto de gran utilidad para identificar las especies, nada tiene que ver con lo que mucho más tarde se define como el Concepto de Especie Morfológica [*MSC*] que trataremos más adelante. Anticipándome diré que la definición de *MSC* corresponde a un sistema filético evolutivo; en ese contexto se considera que la especie definida por la semejanza morfológica entre los organismos que la integran, es una unidad evolutiva. Como corolario quienes sustentan un *MSC* mantienen, como parece evidente, el criterio de que los caracteres morfológicos que definen la especie reflejan la historia evolutiva de la misma. Como se ha señalado, para Linneo las relaciones entre las especies se referían simplemente a que fueran más o menos parecidas entre sí.

Cubriendo el lapso temporal y científico entre Linneo y Darwin, destaca la figura de Georges Cuvier (1769-1832). Su concepto de especie, mucho más moderno, considera la relación morfología y función y cree que esta relación está regida por leyes “metafísicas y matemáticas”, de manera que la especie adquiere “la coherencia y la necesidad de una definición geométrica a partir de la cual se pueden deducir todos los atributos del objeto de la definición” (Stuessy 2009). Como corolario, muy importante para quien trabaja con fósiles, cada especie puede ser inferida a partir de cualquier parte del organismo o, lo que es lo mismo, a partir de una pieza dental o de un fruto se puede conocer la especie a que pertenece un fósil. El desarrollo de las ideas de Cuvier sobre la especie, sin embargo, no se plasma suficientemente en la práctica.

El concepto darwiniano de especie

Darwin se enfrenta al objetivo de entender la diversidad del mundo vivo a través del análisis de la variabilidad de los organismos, en el seno de las unidades de semejanza que eran las especies. En su análisis, no le preocupa el esquema de clasificación. En principio, para él, la unidad podría ser la especie o la subespecie o la variedad. Todo dependía del grado de diferencias que pudieran establecerse. Atendamos de manera especial a la idea de gradación que es un concepto cuantitativo que se formula por primera vez. Escribe Darwin (1963: 104-105):

“Se verá que estimo la voz ‘especie’ como categoría dada arbitrariamente, por razones de conveniencia, a una serie de individuos que se parecen íntimamente unos a otros, sin que esa denominación se aparte esencialmente del término ‘variedad’ que se aplica a formas menos diferentes y más difícilmente apreciables. También se emplea arbitrariamente y por razón de conveniencia la palabra ‘variedad’ en la comparación de las simples diferencias individuales”.

Y un poco más adelante, en el mismo capítulo, entra en el análisis de la variabilidad intraespecífica e interespecífica, relacionando especies y géneros y cotejando que las especies de géneros muy especiados -aque-lllos que contienen muchas especies- son a su vez más variables que las que pertenecen a géneros menores y acaba concluyendo (Darwin, 1963: 109):

“Hemos visto que no existe criterio infalible para distinguir entre especies y variedades muy acusadas; y en los casos en que no se han encontrado los eslabones intermedios de las formas dudosas, se ven obligados los naturalistas a llegar a una decisión teniendo en cuenta el grado de diferencia que mutuamente ofrecen, juzgando por analogía si basta esa diferencia para elevar la una, o las dos formas, al rango de especies. Por eso es argumento de positiva importancia el grado de diferencia para resolver si deben ser clasificadas como especies o variedades dos formas distintas...”.

Otra vez aquí se refiere al aspecto cuantitativo de gradación.

En relación con la llamada alfa-taxonomía –clasificación o taxonomía fina inmediatamente por encima o inmediatamente por debajo del rango de especie- Darwin escribe literalmente lo siguiente, incluyendo de nuevo de cambio gradual:

“Considero de gran importancia las diferencias individuales. A pesar de que los naturalistas sistemáticos les conceden escaso interés, son el primer paso hacia aquellas variedades poco marcadas que apenas merecen mención en los tratados de historia natural. Y creo que las variedades que en cualquier grado resultan más netas y persistentes son etapas que conducen a las más fuertemente marcadas, las cuales dan lugar a las subespecies, primero y después a las especies. [...] Si una variación prosperase de manera que llegase a exceder en número a la especie progenitora, debería entonces merecer el rango de especie, pasando la especie a ser variedad; o podría exterminar y suplantar a la especie madre, aunque también podría darse la circunstancia de que coexistieran las dos clasificándose ambas como especies separadas...”

A los criterios anteriormente expuestos, relacionados con los parecidos morfológicos, hay que añadir, en la delimitación de su concepto de especie, el aspecto geográfico. *El origen...* se construye con el estudio de los datos sistemáticamente tomados a lo largo de un amplio trayecto geográfico; la variable geográfica es tan importante en sus hipótesis básicas como lo es la Geología o la Paleontología. Según él mismo confiesa (Darwin 1989), su relación íntima con las especies viene del estudio de la variación gradual que experimentan según la paleontología y la geografía las especies de Cirrípedos, crustáceos muy diferenciados, entre los que se incluyen los percebes. Escribe que son animales muy variables y difíciles de clasificar por lo que su estudio fue una base importante para configurar su criterio cuando escribió *El origen...* En otro capítulo de su autobiografía, y también hablando de los datos para *El origen...* escribe:

“[En el tema de las especies] También [me influyó] la manera en que animales íntimamente afines se sustituían unos a otros a medida que marchábamos hacia el sur del continente suramericano; y finalmente el carácter suramericano de la mayoría de los organismos del Archipiélago de las Galápagos, y muy especialmente la manera en que difieren, ligeramente, en cada una de las islas del grupo, sin que ninguna de estas islas ofrezca verdadera antigüedad en sentido geológico. Es evidente que hechos como estos y como otros muchos que se me presentaron, solo tenían explicación en la suposición de que las especies se fueron modificando gradualmente. También resulta clarísimo que, ni la influencia del medio ambiente ni la voluntad de los individuos –especialmente en el caso de las plantas- podía explicar los innumerables ejemplos en que los organismos se encuentran tan asombrosamente adaptados.”

Como consecuencia entonces de lo antedicho, lo primero que queda claro en la discusión darwiniana es que unas especies o variedades dan lugar a otras. Y que las más adecuadas a su medio son las que subsisten desplazando a las otras o manteniéndose ambas. Aunque sea obvio es la principal propuesta de Darwin a partir de su rigurosa investigación. Creo que las reflexiones que he ido entresacando de *El origen...* respaldan aquellas propiedades a las que atribuye importancia en su concepto evolutivo de la especie. Richards (2011) sintetiza estos criterios o propiedades de la especie darwiniana en el siguiente esquema:

1. El criterio de caracterización morfológica, que decide sobre el grado de singularidad de una variante.
2. El de diferenciación morfológica, que decide sobre el grado de alejamiento en relación con otras variantes.

3. El de la constancia morfológica, que decide sobre el grado en que los caracteres son estables entre los elementos de la misma especie.
4. El de eficacia reproductiva, que decide sobre el grado de esterilidad/fertilidad entre los elementos de otra o de la misma variante.
5. El geográfico, que decide sobre los límites del área en que la variante mantiene su homogeneidad.

Así es que parece que la especie en la filosofía de Darwin se sostiene básicamente en criterios morfológicos y reproductivos (biológicos) ya que establece también los límites de la interfertilidad. Adicionalmente opera también el concepto geográfico en relación con el reproductivo.

Dicho lo anterior hay otra discusión en torno al concepto darwiniano claramente relacionado con la idea de grado o gradualidad en las propiedades de la especie que se destacaba antes. Esta idea tiene una gran vigencia en los últimos tiempos en los que más que nunca se está tratando de medir el rango gradual de la especie para objetivar sus límites –lo veremos en este mismo capítulo al hablar de las distancias genéticas y también en el capítulo 6-. Se incluye además en la idea de gradualidad el debate, aún permanente, sobre la existencia real o no de la especie en la naturaleza como un conjunto discreto. Algunos autores basados en textos como los anteriores, creen que Darwin considera la especie como un continuo, para cuya delimitación hay que tomar una decisión arbitraria. Esto equivale a sostener que Darwin pasa de la definición linnéana de la especie como algo fijo e inmutable en su esencia, a situarse en el otro extremo, es decir a considerar que la especie no existe como tal en la Naturaleza. De ser así la especie sería para él un concepto artificialmente acotado y definido por la mente del especialista. Observen, como dice Stuessy (2009) en términos didácticos, que tal concepción equivale a aceptar que *Homo sapiens*, nosotros mismos, no nos diferenciaríamos, en términos reales, de otras especies o subespecies de homínidos sino que resultaríamos de un continuo con ellos.

Hay muchos autores, entre ellos también Stuessy (2009), que opinan que esta interpretación del concepto de Darwin no es ajustada y que sería contradictoria con observaciones, claramente expresadas por el propio Darwin, en las que reconoce la existencia ‘real’ de las especies. Es decir que la especie en Darwin, a pesar de sus límites arbitrarios, es una realidad discreta; según Stuessy (2009), la mayoría de los autores se acercarían más a esta idea. La argumentación reposa principalmente sobre la base de que, para Darwin, las especies son entidades reales, porque él dio la mayor rele-

vancia al hecho de que éstas constituyen un conjunto íntegro, evolutivamente expresado en los descendientes de un ancestro común.

Pero tal vez convenga insistir en que no conviene confundir el concepto de especie con lo que es el reconocimiento de una especie. Se trate de un concepto de especie u otro, lo importante en la sistemática científica operativa (Crespo & Pérez-Ortega 2009) es poder precisar con qué criterio y en qué grado habríamos de fundamentar el reconocimiento de una especie. Esto es realmente lo que nos preocupa cuando queremos definir los límites o fronteras de las mismas (Taylor 2000, Lumbsch & Leavitt 2011).

Así en cuanto al reconocimiento de las especies, expresamente Darwin recomienda que se deje eso a los especialistas

“la única guía que parece apropiada a seguirse es la opinión de los naturalistas de sano juicio y amplia experiencia”

Para Darwin, entre una variedad -el rango taxonómico más bajo que reconoce- y una subespecie o una especie, las diferencias consisten puramente en un grado menor de discrepancia y un grado mayor de fluctuación entre las variaciones internas. Es decir la atribución del rango taxonómico sí parece aquí más claramente como algo arbitrario que debe definirse con criterios de decisión científica.

La decisión taxonómica para el reconocimiento de las especies

Resumiendo lo fundamentado insistimos en que, en sistemática como en cualquier aspecto de la Biología, Darwin y la evolución son el único marco posible. No puede entenderse ningún concepto de especie que sea incongruente con este principio de la Biología. Pueden variar los enfoques u objetivos o las fuentes de datos o los instrumentos de análisis. Así, según los distintos objetivos, se han propuesto los diferentes conceptos de especie siendo todos ellos conceptos evolutivos; es decir que todos ellos pretender poder explicar la evolución de los linajes mediante el criterio o propiedad que prima en cada uno. Se trata por tanto de diferentes ópticas que sin embargo no se contradicen. Sólo entraremos en los que han tenido mayor repercusión.

Concepto de especie evolutiva [ESC] (Simpson 1961, Wiley 1978, Grant 1981). Se define como un linaje (una serie ancestro/descendiente) de poblaciones u organismos que mantienen su identidad frente a otros linajes y que posee sus propias tendencias históricas y evolutivas. Este concepto

es puramente teórico, según Mayden (1997) y Taylor & *als.* (2000), ya que no facilita criterios para el reconocimiento taxonómico o identificativo de las especies.

Concepto de especie morfológica [MSC] (Eldredge and Cracraft, 1980). Conviene insistir en que éste es un concepto evolutivo, según el cual el cambio que conduce de una especie a otra se aprecia en la morfología y entonces la apomorfía o nuevo carácter derivado –una o más- ha de ser un rasgo morfológico. Este concepto de especie ha recibido numerosas críticas en los últimos tiempos. En el momento presente se ve como muy insuficiente para el reconocimiento de linajes evolutivos. Los caracteres morfológicos no siempre permiten reconocer una especie. Existen numerosas especies, sobre todo en los grupos de organismos más antiguos o/y menos complejos -entre ellos los hongos- que son morfológicamente muy similares. Son las llamadas especies crípticas o especies hermanas (Mayr, 1948), de las que luego nos ocuparemos.

Concepto de especie biológica [BSC] (Dobzhansky 1935, Mayr 1942). Según este concepto, especie es un grupo -o población- natural de individuos que pueden cruzarse entre sí, pero que están aislados reproductivamente de otros grupos afines. Éste es el concepto más ampliamente aceptado entre la mayoría de los zoólogos y fue muy utilizado también por los micólogos –en relación con incompatibilidades reproductivas-. Este concepto tiene limitaciones respecto a: (1) organismos que se reproducen asexualmente -por apomixia o partenogénesis-. (2) los muchos casos de hibridación en los que se produce descendencia fértil y que permanecen como unidades genéticas y evolutivas independientes. Estas importantes limitaciones afectan fundamentalmente a las plantas vasculares, en las que la hibridación es común y a los muchísimos grupos de hongos donde la reproducción asexual es muy frecuente y a veces exclusiva. Es por esto que, en la última década, y particularmente en los hongos, tal enfoque conceptual ha cedido espacio a favor del concepto filogenético (Taylor & *als.* 2000) o del concepto general de linaje (GLC) (De Queiroz 2007).

Concepto de especie filogenética [PSC] (Cracraft 1992). Este concepto reconoce como especie a cualquier grupo de organismos en el cual todos los descendientes comparten un carácter derivado o apomórfico (no presente en sus ancestros ni en los grupos hermanos). Este concepto se aplica hoy especialmente cuando los caracteres son moleculares y se dispone, en conjunto, de un alto número de apomorfías. Hay autores (Taylor

& *al.* 2000) que consideran imprescindible advertir que en este marco se exige basar el análisis en la congruencia de las genealogías (o filogenias) de varios loci independientes (*Genealogical Concordance Phylogenetic Species recognition, GCPSR*). Hay autores que subordinan el reconocimiento de la especie filogenética al carácter monofilético del linaje; en la actualidad (Stuessy 2009) la mayoría admiten mayor flexibilidad considerando también posibles especies filogenéticas a linajes parafiléticos. Es esta línea, más flexible, la que se impone con fuerza en Micología (Taylor & *als.* 2000, Crespo & Pérez-Ortega 2009, Lumbsch & Leavitt 2011).

Puede decirse que los conceptos contemporáneos de especie comparten la visión común de que las especies son los segmentos de linajes de las metapoblaciones que evolucionan separadamente (Lumbsch & Leavitt 2011); operativamente se trabaja con flexibilidad en cuanto que se puede hacer confluir diferentes perspectivas de análisis. La filogenética de los linajes, que es un dato diacrónico, se relaciona y se compara con otras evidencias que se dan en los análisis de distintos conjuntos de datos, en relación con propiedades de las poblaciones actuales (datos que serán sincrónicos). Sobre esta base se ha fraguado una práctica flexible que considera propiedades o características de distintos conceptos de especie usando estas propiedades o características como bases simultáneas de trabajo (Sites & Marshall 2004, Knowles & Carstens 2007, O'Brien & *als.* 2009, Vieites & *als.* 2009, Carstens & Dewey 2010, Yang & Rannala 2010).

El reconocimiento de especies filogenéticas y sus límites en los hongos

Los conceptos modernos de especie y la especiación en los hongos han sido revisados por diferentes autores (Taylor & *als.* 2000, Crespo & Pérez-Ortega 2009, Lumbsch & Leavitt 2011).

Naturalmente una vez que se acepta como punto de partida el concepto de especie filogenético [PSC ó GCPSR], se puede entender que entre especies distintas no es preceptivo que existan siempre caracteres morfológicos diagnósticos; puede haberlos o no (Mayr 1942, 1963). El hecho de que determinadas diferencias fenotípicas morfológicas perduren puede ser debido, bien a que el mantener un determinado carácter o atributo proporcione alguna ventaja selectiva, o bien a una evolución paralela o a una evolución convergente (Lumbsch & Leavitt 2011). En una serie de especies las diferencias fenotípicas están correlacionadas con distintos linajes y esta es la razón de la persistencia en la sistemática biológica de un concepto morfológico de especie de

corte pre-darwinista (Lumbsch & Laevitt 2011). Ya pudimos ver que el propio Darwin describió la posibilidad de que especies derivadas pudieran coexistir con la ancestral cuando no hay razón selectiva que lo impida.

La distancia genética como una medida para la delimitación de especie

Esto último ha sido claramente puesto de relieve a partir de la confirmación de la presencia de especies morfológicamente muy similares, pero aisladas entre sí, e incluso alejadas en cuanto a su parentesco evolutivo, en prácticamente todos los grandes grupos de organismos (Crespo & Pérez-Ortega 2009). Las especies crípticas ('cryptic species') y especies hermanas ('sibling species') son ejemplos de este fenómeno. Hay que decir que el descubrimiento o la constatación de la frecuente existencia de este tipo de especies ha supuesto abrir otra caja de Pandora en el estudio de todos los grupos biológicos pero muy especialmente en la micología y también específicamente en liquenología por ser los líquenes un grupo de alta homoplásia.

Está claro que la existencia de especies crípticas, sobre todo cuando se trata de 'grupos hermanos', plantea problemas para el reconocimiento de las especies a partir de la topología de una reconstrucción filogenética, en particular cuando no se puede confirmar experimentalmente el aislamiento reproductivo, como pasa en los líquenes y en otros hongos, y cuando tampoco se produce la convergencia de otras propiedades -geografía, ecología-. Esto nos hace volver al debate sobre los intentos de objetivación de los rangos para proceder a definir los límites entre linajes y especies. Ya decíamos que por su universalidad y por su sencillez los datos genéticos podían ser los mejores candidatos en este sentido (Crespo & *als.* 2004); sin estar libres de homoplásia, el tratamiento estadístico de estos datos sencillos y numerosos permite resolver en cada caso la confianza de los agrupamientos y separación de poblaciones y linajes. Se trabaja estudiando la posibilidad de definir umbrales estándar usando distancias genéticas (frecuencias de mutación) entre los linajes (Del Prado & *als.* 2010, 2011) (figura 12). Hasta el momento los resultados son buenos en los grupos investigados. Cuando se encontraron linajes desviantes se pudo justificar el resultado no tanto por una discrepancia en las tasas de mutación cuanto por la necesidad de revisión de esos linajes desviantes.

La distancia genética indica el número de diferencias -de cambios entre dos o más secuencias de ADN- y por tanto refleja el grado de discrepancia entre dos linajes hermanos establecidos por un marcador. Los estudios realizados se basan en conocer las distancias intraespecíficas midiendo

los cambios que se producen entre los miembros de las distintas poblaciones, incluyendo elementos lo más lejanos posible. Los valores medios de estas distancias se comparan con los establecidos entre las distancias interespecíficas. Naturalmente, las medidas debieran ser efectuadas en varios marcadores y debería probarse que los estándares son válidos para distintos grupos de organismos (Lumbsch 2002, Del Prado & *als.* 2010, 2011, Lumbsch & Leavitt 2011). El resultado ideal sería estimar los estándares de variación que presentan las especies en términos generales, por ejemplo para los hongos. Sin embargo no parece fácil; o al menos no es constatable por el momento; se sabe que existe una considerable amplitud en las tasas de mutación en los distintos grupos de hongos (Lumbsch & *als.* 2008). Volveremos sobre esto en el último capítulo en relación con los etiquetajes moleculares de las especies mediante el *DNA barcoding*.

El análisis de las distancias en relación con la delimitación de especies tiene otra aplicación que es un corolario de lo anterior. Una vez que pudieran conocerse los umbrales de variación dentro de la misma especie (distancias intraespecíficas), si se detectan distancias que superan ese rango indicarían la existencia de especies crípticas (Figura 12) como así se ha constatado (Del Prado & *als.* 2011).

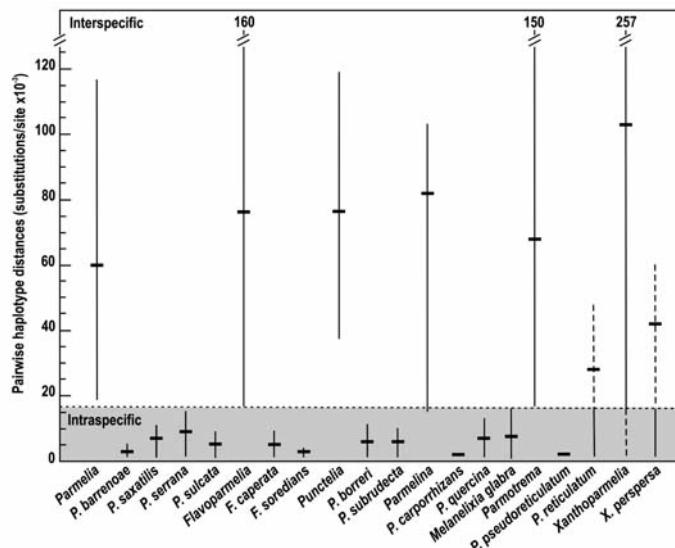


FIGURA 12. Valores medios y rangos de variación de las distancias intra- e interspecíficas de distintos géneros de la familia *Parmeliaceae* (Del Prado & *als.* 2010). Las distancias intraespecíficas muy altas en *P. reticulatum* están indicando la presencia de especies o linajes crípticos (Del Prado & *als.* 2011)

La controversia entre los caracteres fenotípicos y los genotípicos en la delimitación de las especies. Ejemplificación en los hongos liquenizados

Al igual que en otros grupos de organismos, en los hongos las especies han sido descritas en su inmensa mayoría atendiendo al concepto morfológico, usando bien caracteres morfológicos, bien caracteres químicos, o ambos; ello ha provocado una relativa controversia en relación con los resultados proporcionados por los análisis moleculares filogenéticos, tal como ha sido analizado en varias revisiones recientes (DePriest 2004, Lumbsch 2006, Crespo & *al.* 2007, Printzen 2010a). En algunos casos, cuando se han llevado a cabo estudios con marcadores filogenéticos, se ha podido apreciar una correlación entre los linajes inferidos a partir de estos datos, y las especies definidas por morfología y química. Pero no ha sido así en un gran número de casos estudiados. Se ha concluido también que, como se esperaba, algunos caracteres fenotípicos son más fieles a las reconstrucciones filogenéticas moleculares que otros.

Al contrario que los caracteres genotípicos, que en todos los organismos tienen los mismos rasgos básicos (secuencias muy parecidas de ADN con cuatro estados posibles en cada carácter), los fenotípicos son complejos y requieren conocimiento previo para enfrentarse a su análisis.

Inevitablemente hay que conocer lo fundamental sobre los caracteres de los líquenes para poder acercarse al uso de los mismos en la descripción y reconocimiento de las especies. Muchos de estos caracteres se observan bastante bien con una lupa de mano, aunque los más importantes son microscópicos. Para un repaso de los principales caracteres que se usan -o se han usado- para caracterizar las especies líquénicas sobre todo en las síntesis de Lumbsch (1989), Printzen (2010a).

*La delimitación de las especies en Ascomicetos liquenizados:
las especies crípticas en líquenes*

Utilizando los caracteres señalados se han descrito unas 15.000 especies de líquenes. Como se ha dicho todas ellas -o casi todas- responden a un concepto morfológico de especie, ya que fueron descritas sin otros datos por ejemplo filogenéticos o de aislamiento reproductivo y por lo general tampoco geográficos. Hasta los años noventa (De Priest 1993, Crespo & *als.* 1997) no se había estudiado ninguna de ellas para analizar la variabilidad genética y/o

probar que se pudieran ajustar a linajes monofiléticos –o parafiléticos en su caso-. Un buen número de estas morfo-especies liquénicas presentan distribución muy amplia, encontrándose en la mayoría de las regiones del mundo, del mismo modo que ocurre con muchos otros hongos; en el caso de ciertas especies liquénicas los patrones de distribución han sido discutidos tradicionalmente por su singularidad. Por ejemplo, las que se localizan disjuntas en ambas zonas polares y todas las altas montañas -distribución bipolar- o las que se encuentran indefectiblemente en todas las formaciones rocosas de coladas de lavas jóvenes –malpaíses volcánicos- por lejanas que estén entre sí.

Los resultados de estudios recientes indican que, aunque se pueden confirmar casos de especies o linajes que presentan amplísima distribución y patrones tan originales como los señalados, en otros casos las grandes especies morfológicas han mostrado ocultar un elevado número de linajes crípticos en su seno. Y esto es importante en estudios y políticas de conservación de especies y de preservación del medio ambiente. Puede decirse que buena parte de la diversidad de especies recientemente reconocidas y descubiertas se encontraban previamente ocultas en la circunscripción de especies de gran área, a cuya descripción morfológica respondían (Crespo & als. 2002). En algunos casos en los linajes ocultos encontrados se han identificado rasgos fenotípicos, por lo general muy sutiles, característicos del linaje y que habían pasado inadvertidos. Al reconocer a estos linajes con rango de especies algunos autores han preferido denominarlas especies semicrípticas en lugar de crípticas (Lumbsch & Leavitt 2011).

Aunque con menor frecuencia en algunos otros estudios sobre la variabilidad genética de las especies, la situación ha sido la contraria; resultados moleculares recientes han mostrado que se habían reconocido morfo-especies o quimio-especies inconsistentes como tales linajes evolutivos. Esto ha ocurrido con algunas especies de *Xanthoparmelia* (Laevitt & als. 2011a).

En micro-líquenes crustáceos de muy pequeña talla, donde este fenómeno podía esperarse, se han encontrado especies crípticas en familias como *Acarosporaceae* (Wedin & als. 2009), *Graphidaceae* (Lumbsch & als. 2008), *Lecanoraceae* (Leavitt & als. 2011c), *Lecideaceae* (Ruprecht & als. 2010) y *Teloschistaceae* (Muggia & als. 2008, Vondrak & als. 2009).

Sin embargo, también se han encontrado especies crípticas o semicrípticas en los grandes líquenes foliáceos y fruticulosos. Así en *Lobariaceae* (McDonald & als. 2003), en varios géneros de *Parmeliaceae* (Kroken & Tay-

lor 2001, Crespo & als. 2002, Molina & als. 2004, Divakar & als. 2005, Seymour & als. 2007, Wirtz & als. 2008, McCune & Schoch 2009), en *Peltigeraceae* (Goffinet & als. 2003, O'Brien & als. 2009), y en algunos géneros de *Physciaceae* (Cubero & als. 2004, Divakar & als. 2007, Lücking & als. 2008, Elix & als. 2009) y *Sphaerophoraceae* (Högnabba & Wedin 2003).

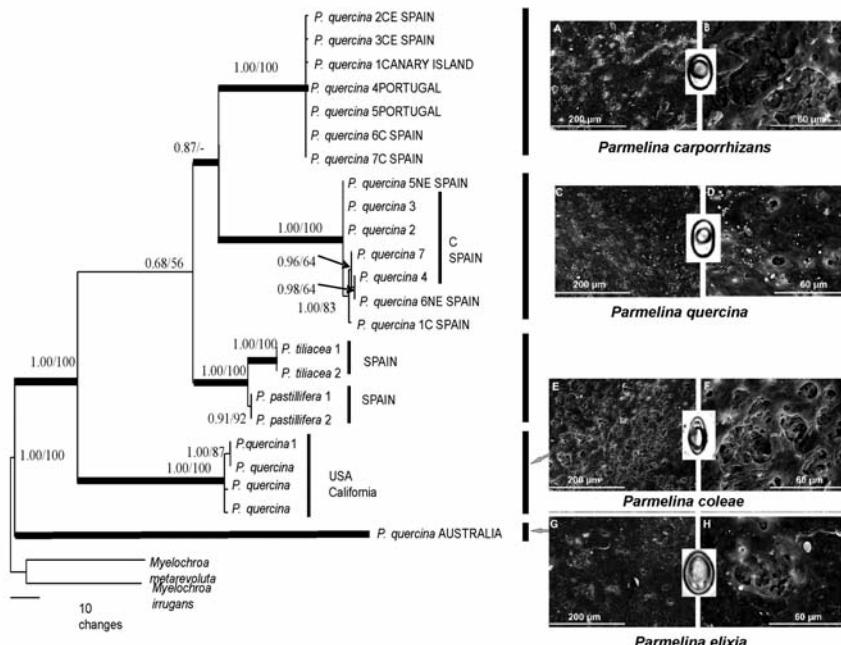
En algunos casos se observó que las muestras agrupadas en cada uno de los clados o linajes monofiléticos reunían individuos que procedían de regiones geográficas diferentes. Así *Parmelia saxatilis*, una morfoespecie de gran área, aparentemente cosmopolita, resultó estar constituida por varios linajes filogenéticamente distantes. Se pudo observar que, bajo el mismo concepto morfológico de especie, se agrupaban por un lado especímenes de regiones medias y montanas del Hemisferio Norte y por otro, en un grupo con mínimas diferencias genéticas, se agrupaban las muestras de distribución bipolar –regiones polares y altas montañas–; se confirmaba así el modelo de distribución bipolar (Crespo & als. 2002) que tradicionalmente había llamado la atención de los especialistas (Galloway 2008).

Un caso diferente fue el de *Melanelixia glabra*, que mostraba también un interesante tipo de distribución disjunta señalada en varias especies de líquenes -distribución Anfi-Atlántica-. El estudio filogenético mostró que no se trataba de un único linaje sino de dos especies semicrípticas formando sendos grupos monofiléticos: el uno europeo (*Melanelixia glabra*) y el otro del oeste americano (*Melanelixia californica*, reconocida así como especie diferente) (Divakar & als. 2010a). En este caso, los resultados moleculares se interpretaron como una probable vicariancia entre dos especies crípticas.

Asimismo otros varios ejemplos corroboraron que lo que se consideraban como grandes especies presentes en todos los continentes –especies cosmopolitas- no eran tales sino que en muchos casos se trataba de varias especies disjuntas que tenían un aspecto muy parecido; es decir que bajo la misma apariencia morfológica se escondían especies crípticas. Tal fue el caso en *Xanthoparmelia* (Thell & als. 2009, Hodkinson & Lendemer 2011) o en *Physcia* (Elix & als. 2009). En el complejo *Leptogium furfuraceum/ Leptogium pseudofurfuraceum* se encontraron especies hermanas entre poblaciones del mismo hemisferio que resultaron incongruentes con las clasificaciones anteriores, basadas en las diferencias morfológicas (Otálora & als. 2010).

Otro ejemplo complejo y curioso fue el de las especies del género *Parmelina*. Aquí *Parmelina quercina* s. lat. era reconocida como una única es-

pecie subcosmopolita, propia de las zonas con clima mediterráneo de Europa, Norte de América y Australia. Este patrón se consideraba como un ejemplo de área disjunta que se relacionaba con este tipo de clima. Los datos moleculares demostraron claramente que las poblaciones en cada continente representan linajes diferentes, con dos especies presentes en las regiones mediterráneas de Europa occidental (Argüello & als. 2007) (figura 13) y, al menos, una en el occidente de los USA. Los linajes monofiléticos fueron apoyados por otras propiedades, como la caracterización morfológica ultraestructural del epicórtex y el tamaño y la forma de las ascosporas; estas diferencias morfológicas, muy sutiles pero netas, hacían que las especies encajasen en el concepto de especies semicípticas. Estudios posteriores demostraron además, que los ejemplares australianos, morfológicamente muy semejantes a los demás, se agrupaban en un clado que se emparentaba con una rama filogenética muy distante. El linaje fue clasificado en un nuevo género reconocido como *Austroparmelina*, en el que se incluyeron otras especies cuyo centro de dispersión estaba en Australia y áreas adyacentes del Hemisferio Sur (Crespo & als. 2010a).



En los últimos tiempos un número creciente de estudios han confirmado que las especies crípticas –las que aparentemente son crípticas en sentido estricto, sin diferencias morfológicas o químicas entre ellas- son también frecuentes en líquenes. Continuamente se dan a conocer más y más casos de morfo-especies que resultan ser complejos multiespecíficos o, al menos, resultan estar constituidas por un heterogéneo conjunto de linajes crípticos y es de señalar que, esta circunstancia, ocurre en grupos que no están necesariamente relacionados entre sí por su filogenia. Así hay referencias de linajes crípticos en el grupo de *Cladonia aggregata* donde se encontraron al menos once especies putativas donde todas, excepto una, son crípticas (Parnmen 2011), en el género *Letharia* (Kroken & Taylor 2001), en el grupo de *Parmelia tiliacea* (Crespo & Lumbsch 2010), en el grupo de *Parmotrema reticulatum* (Divakar & als. 2005, Del Prado & als. 2011) y en el de *Rhizoplaca melanophthalma* (Leavitt & als. 2011c). En este último caso fueron identificadas un total de diez linajes que podrían ser especies. Estos estudios ponen de relieve el hecho de que, en la mayor parte de los casos, las especies crípticas están por descubrir y se encuentran ocultas dentro de muchos taxones muy comunes.

Sin embargo, también hay otros casos en los que los datos moleculares indican que supuestas especies distintas morfológicamente -o también químicamente- probablemente pertenecen a un único linaje polimorfo. Esto es especialmente cierto para las especies que presentan diferentes modos de reproducción. Hay numerosas especies de líquenes que producen, alternativamente, ascomas –sexuales- o bien soredios –asexuales-. A parte del diferente modo reproductivo, las poblaciones son morfológicamente idénticas; tradicionalmente estas poblaciones fueron clasificadas como especies distintas (Poelt 1972), suponiendo que la forma con reproducción sexual provista de ascoma era una especie y la portadora de soredios era otra. A estas parejas se les ha llamado ‘pares de especies’ y repetidamente se ha cuestionado su estatus taxonómico (Tehler 1982, Mattsson & Lumbsch 1989). La reconstrucción filogenética molecular de varios casos de pares ha mostrado que pese a tener diferente modo de reproducción, los especímenes se agrupan en un solo linaje monofilético, (Lohtander & als. 1998, Myllys & als. 1999, 2001, Articus & als. 2002, Molina & als. 2002, Cubero & als. 2004, Ott & als. 2004, Buschbom & Mueller 2006).

Estos resultados sugieren que las especies pares por lo general, representan una sola especie. Sin embargo este fenómeno parece estar muy restringido a los pares de especies sorediada / fértiles; en estudios filogenéticos

realizados en pares donde los propágulos son isidios en lugar de soredios se ha confirmado que los pares constituyen o pueden constituir linajes distintos (Crespo & Pérez-Ortega 2009).

Con frecuencia en la taxonomía de líquenes los datos químicos son más fáciles de manejar que los morfológicos por lo que los caracteres químicos suelen tener mayor correlación con los distintos linajes identificados en la reconstrucción filogenética de base molecular; esto ocurre sobre todo cuando se trata de la presencia o ausencia de familias químicas de extrolitos -quimiosíndromes- más que de un extrolito específico. Por ejemplo como recogen Lumbsch & Leavitt (2011), la distinción entre las especies *Parmeliopsis ambigua* y *Parmeliopsis hyperopta* está basada en un carácter químico -ácido úsnico o atranorina en el córtex superior del talo-; en un estudio molecular se pudo confirmar que las muestras de cada una de las dos especies se agrupaban en sendos linajes monofiléticos (Tehler & Kallersjo 2001). Igualmente hay otros ejemplos donde se ha confirmado la correlación entre linajes quimiosíndrómicos y linajes genómicos (Lücking & *als.* 2008, Elix & *als.* 2009). Sin embargo, también se ha señalado algún caso en el que no se produce tal correspondencia (LaGreca 1999, Wirtz & *als.* 2008, Nelsen & Gargas 2009, Velmala & *als.* 2009, Parnmen 2011).

Criterios de uso de métodos filogenéticos para hacer frente a la delimitación de las especies en los líquenes

Cada vez parece más evidente, como discuten Crespo & Pérez-Ortega (2009) y Lumbsch & Leavitt (2011), los estudios moleculares recientes constatan que la delimitación tradicional de las especies basada en la morfología, no refleja con exactitud la verdadera diversidad de los líquenes. Sin embargo, la delimitación de las especies sobre la base de datos moleculares tampoco está exenta de problemas y de discusión. En este caso los problemas surgen especialmente en los linajes que se han separado recientemente (Knowles & Carstens 2007). En algunos casos, los *loci* seleccionados no son suficientemente variables para distinguir entre especies muy estrechamente relacionadas. En otros casos puede que la secuencia del producto amplificado contenga varias copias de un locus y entonces los resultados que se obtienen del análisis de cada marcador son incongruentes. Esto último se ha detectado cuando el marcador es ADN ribosómico, especialmente ITS; parece que ello pudiera ser debido a una relajación de la evolución concertada, lo que se ha constatado en diferentes grupos de hongos (Crespo & *als.* 1997, O'Donnell & Cigelnik 1997, Rooney & Ward 2005, Simon & *als.* 2005, Chang & *als.*

2008, Simon & Weiss 2008). En otros casos, en marcadores que son genes codificantes para proteínas, se ha atribuido a la presencia duplicada de copias parálogas (Landvik & *als.* 2001, Opanowicz & *als.* 2006, Feau & *als.* 2011).

Trabajando con el concepto filogenético de especie PSC con frecuencia se producen discrepancias en las topologías de árboles resultantes de análisis filogenéticos de las mismas muestras para diferentes marcadores. Ello es debido a que el resultado de un análisis que se efectúa con un marcador muestra la filogenia –genealogía- de ese marcador y no la de las muestras. Este es el argumento de peso para sostener que la información procedente de un solo *locus* no es capaz de mostrar, por ejemplo, una separación de los linajes cuando ésta es aún incompleta (‘incomplete lineage sorting’). Es decir se requiere usar el concepto filogenético basado en la concordancia geneacológica de loci GCPSR (figura 14). En la figura se aprecia que la separación entre los linajes ha ocurrido para unos genes sí y para otros no, mostrando los árboles de cada *locus* diferentes topologías (Grube & Kroken 2000, Taylor & *als.* 2000). Esto es una consecuencia más de la dinámica evolutiva de las especies.

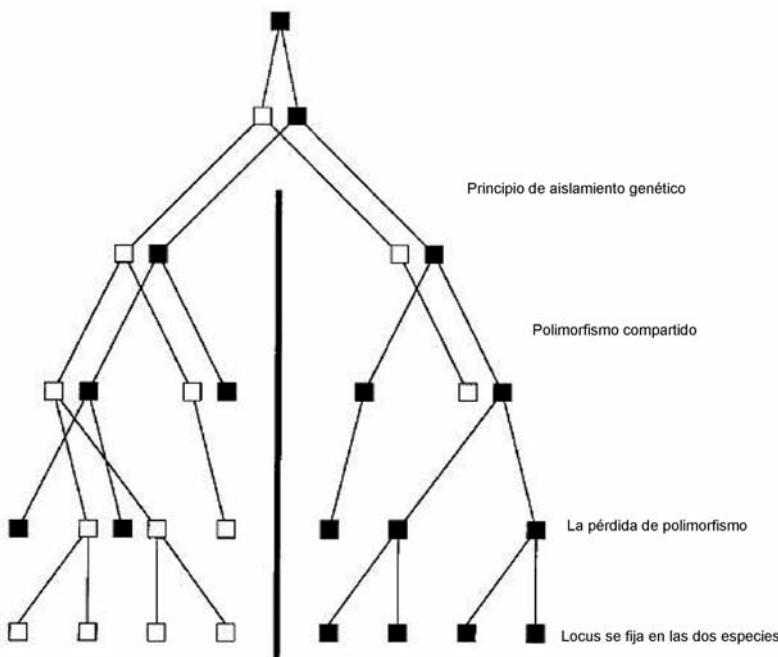


FIGURA 14. En el esquema se muestra la posible genealogía de dos loci en la filogenia de dos especies dadas. Cuando el aislamiento genético no es completo entre los dos linajes se pueden producir filogenias diferentes –polimorfismos-. (fide Taylor & *als.* 2000).

Como consecuencia parece claro que para corroborar la correcta delimitación de una especie, es imprescindible que los estudios estén basados en secuencias de varios *loci* independientes. Sin embargo debe señalarse que estudios basados en la filogenia de un único marcador han resultado, a veces, suficientes para respaldar la distinción de dos especies en discusión cuando por ejemplo se trata de linajes que comparten otras propiedades.

Merece la pena también discutir ahora la monofilia en el mismo contexto de la dinámica evolutiva de las especies. La consideración de la especie en un momento dado normalmente presentará diferencias en las genealogías de los marcadores; asimismo unas poblaciones y otras de las que se analizan presentarán también diferencias entre ellas con el mismo y con distintos marcadores. Por ello no parece consistente basar el reconocimiento de las especies en la propiedad de la monofilia de los linajes (Crespo & Pérez-Ortega 2009). En este sentido la presencia de linajes parafiléticos en una especie puede indicar procesos activos de especiación. Especialmente cuando ésta ocurre en un solo *locus* pero también cuando no hay otros criterios o propiedades que permitan establecer que el linaje aislado deba ser tratado como otra especie. Algunos autores recomiendan el uso de la categoría de subespecie para designar estos linajes (Crespo & Pérez-Ortega 2009).

Lumbsch & Leavitt (2011) discuten, otros métodos empleados para tratar de evitar los inconvenientes señalados. Uno de los que presentan es el que se ha usado en la delimitación de especies del género *Peltigera* (O'Brien & *als.* 2009) y que consiste en la evaluación del flujo genético entre clados; para este método se requieren amplios muestreos, como los que se hacen en los estudios poblacionales. Es justo señalar que este tipo de trabajo, cuando las muestras son materiales frescos que hay que recolectar *in situ*, resultan caros y largos, pero muy convincentes. Otro método que estos autores comentan es el método mixto de coalescencia general (Monaghan & *als.* 2009); aquí se interpreta como distintivo de la especie, el más reciente nodo ancestral común en el punto de transición. Este método se ha utilizado para delimitar las especies y detectar especies crípticas en diversos organismos, tales como insectos (Monaghan & *als.* 2009), anfibios (Crawford & *als.* 2010) o rotíferos (Fontaneto & *als.* 2011) y, recientemente, ha sido aplicado también a los hongos liquenizados (Parnmen 2011). El inconveniente de este método es que también asume la monofilia de las especies por lo que sólo puede detectar el número mínimo de especies presentes en el conjunto de datos.

Esto es problemático porque como se ha dicho en muchos casos, el mismo proceso dinámico diacrónico de evolución de las especies o especiación, hace que las especies no sean monofiléticas. Esto se ve muy claro por ejemplo en la especiación peripátrica, que recientemente se ha puesto de manifiesto en Ascomicetos (Wang & *als.* 2010). Este tipo de especiación es la que se lleva a cabo en poblaciones pequeñas y periféricas que sufren rápidos cambios por un efecto fundador (Mayr, 1963, Crespo & *als.* 1999a).

En general los procesos de especiación no se aprecian bien en figuras en árbol sino en red donde se aprecian las variaciones poblacionales que experimenta cada *locus* (Templeton 2001). Estos análisis generalmente se presentan en combinación con los métodos filogenéticos. Así se han realizado varios trabajos que abordan la delimitación de especies de líquenes (Printzen & Ekman 2002, Printzen & *als.* 2003, Wirtz & *als.* 2008, Pérez-Ortega & *als.* 2010, Leavitt & *als.* 2011b).

Otro problema en la delimitación de las especies es la identificación de los complejos de especies conflictivas. Ya comentamos la utilidad de los cálculos de los umbrales de variación de las distancias, como un método de utilidad para delimitar de manera objetiva las especies cuando se trata de linajes crípticos. Pues bien, también cuando se dispone de grandes paquetes de datos de secuencias de ADN resulta un método rápido y eficaz (Del Prado & *als.* 2010, 2011). Este método permite identificar los complejos de especies mediante la detección de una diversidad genética inusualmente alta. Dado que puede ser utilizado con los datos de un solo gen, será de la mayor utilidad en la puesta en marcha de la técnica de los códigos de barras de ADN (Seifert & *als.* 2007, Seifert 2009) que se está desarrollado.

Así puede verse que el sistema de trabajo que estamos utilizando para la delimitación e identificación de las especies consiste en proceder mediante aproximaciones metodológicas complementarias aunando propiedades subyacentes a distintos conceptos de especie; este camino está permitiendo alcanzar resultados convincentes. Es decir, el grupo que se quiere estudiar normalmente estará definido por caracteres fenotípicos (químicos y morfológicos) atendiendo al concepto morfológico de especie. En la medida de las posibilidades, se reúnen especímenes en el mayor número posible y del más amplio ámbito geográfico; sobre este tipo de muestreo se extraen los datos moleculares a partir de secuencias de varios *loci* independientes; el árbol filogenético inferido habrá agrupado las muestras por sus parentescos filogenéticos y su topología permitirá apreciar los linajes monofiléticos. Estos linajes, especies

putativas, son los que a posteriori son sometidos a un escrutinio riguroso mediante el re-estudio de caracteres fenotípicos. Así, en muchos casos, se está llegando a la detección de variaciones morfológicas o químicas entre linajes que pueden apoyar el reconocimiento de especies. Ello no evita que, en muchos casos, cuando los caracteres más concluyentes –como los rangos de distancias genéticas entre grupos de la meta población- corroboran el aislamiento suficiente de un linaje como para ser constitutivo de especie, opinamos como buena parte de la comunidad científica que éstas deben ser reconocidas aún cuando las diferencias fenotípicas no sean perceptibles (Crespo & Pérez Ortega 2009, Crespo & Lumbsch 2010, Lumbsch & Laevitt 2011).

6. El código de barras de ADN para la identificación de las especies: progresos y problemas

Como se ha señalado, desde Linneo las especies se nombran con el binomio latino donde, como ya especificábamos, el primer epíteto corresponde por igual a todas las especies parientes a las que se atribuye el mismo género; algo así como el apellido. El segundo es un epíteto arbitrariamente asignado por el autor y que es exclusivo de esa especie, o de ese linaje filogenético al que hemos atribuido rango de especie.

La identificación de materiales biológicos, por su morfología o por sus características fisiológicas, puede ser una tarea muy sencilla o puede ser imposible por métodos convencionales, cuando el espécimen -o la muestra de que se dispone- es solamente un fragmento. Y tal circunstancia es extraordinariamente común. Además, en el mundo microbológico –muchos hongos, tal vez la mayoría, son microbios- están comprendidos un gran número de organismos de la mayor importancia económica y su identificación morfológica resulta muy difícil si no pueden ser cultivados. En el mejor de los casos, tras el cultivo la identificación puede resultar un proceso largo, difícil y a veces costoso.

Incluso en los casos en que la aproximación morfológica nos pudiera conducir a identificar una especie, en algunos grupos de organismos como los hongos, la presencia de especies crípticas es un fenómeno común. No necesariamente dos especies crípticas, que son distintos linajes filogenéticos, tienen las mismas propiedades organolépticas y alimentarias o farmacológicas o patogénicas por lo cual la identificación es necesaria incluso cuando la morfológica resulta suficiente. Pero en todo caso, la identificación morfológica requiere aparentemente la experiencia de un especialista en cada grupo de organismos.

Con los avances de la sistemática filogenética se ha hecho posible la identificación de linajes de cualquier ser vivo -y esto se viene realizando desde hace décadas- en unos u otros grupos de organismos. Los caracteres genéticos son universales con lo cual, para una identificación genética no se necesitaría de un especialista. Es decir, la moderna sistemática filogenética permite a cualquier técnico correlacionar, de la manera más estrecha linaje-especie-nombre que es el etiquetaje deseable para una identificación precisa.

Por esto se ha puesto sobre la mesa la posibilidad de que las especies puedan ser identificadas inequívocamente mediante algún pequeño segmento de su ADN (código de barras molecular o *DNA-Barcode*). Y por cierto, tal posibilidad ha sido celebrada en ámbitos tan inesperados como la prensa económica más influyente (figura 15).

El método llamado de *DNA Barcoding* está basado, como digo, en los avances sistemáticos recientes y propone, para la identificación de un organismo, el uso de un marcador genético simple -una secuencia de ADN corta- que identifique la especie a que ese organismo pertenece. Naturalmente, si nuestro banco no conoce la especie es imposible proporcionar la etiqueta. Es decir, no se trata de resolver un problema sistemático de identificación, se trata de cotejar si una muestra pertenece a

98 | Science and technology

Name, rank and serial number

Biologists want to barcode half a million species in the next five years

THE tale of the unknown goby began in 1982 when Benjamin Victor, of the Ocean Science Foundation in Irvine, California, discovered an unusual fish in a reef in Panama. With only a single specimen he was hard pressed to prove it was a new species, so the fish remained, unnamed, on his desk for 25 years. Then, last year, he was sent an unusual fish larva. Using a new kind of DNA identification called barcoding he showed that it was a younger version of his mystery goby and that both specimens were, indeed, a new species.

DNA barcoding was invented by Paul Hebert of the University of Guelph, in Ontario, Canada, in 2003. His idea was to generate a unique identification tag for each species based on a short stretch of DNA. Separating species would then be a simple

which there are at least 3,500 species, many of them hard to tell apart.

So far Dr Linton's team has used the COI gene to distinguish 390 species of mosquito, of which 7% have turned out to be new species. *Anopheles oswaldoi*, for example, was known to be a carrier of malaria in northern, but not southern, Brazil. That was puzzling. DNA barcoding, however, has shown that *A. oswaldoi* is actually four species, of which only one carries malaria. That explains the geographical discrepancy and should also assist efforts to curb the disease in Brazil by allowing the real culprit to be studied in detail.

Fly titles

The mosquito initiative has also had a piece of luck. Using some chemical wizardry

as medicines. In doing so, they have had to identify a new kind of barcode, as the COI gene is not found in plants.

Another group that could benefit from barcoding are customs officers, says Mark Blaxter, an evolutionary biologist at the University of Edinburgh. For those struggling to prevent the importation of pests or endangered wildlife, rapid and accurate identification tools are essential—particularly when perishable goods are being held up. America's Department of Agriculture is creating barcodes for the world's fruit flies. These are important agricultural pests and often arrive in the country as hard-to-identify larvae, or eggs, on fruit. Another group at the National Chung Hsing University in Taiwan (where hundreds of newly minted experts in the field have just met for the Second International Barcode of Life Conference) have created a prototype barcoding biochip. This is a collection of miniature DNA test sites a sliver of glass that will rapidly discriminate between four species of fruit flies.

Barcoding's ease of use is also attracting interest from other government agencies. America's Federal Aviation Administration and its air force are working on bird

FIGURA 15. *The Economist*, una revista de amplia difusión, se hace eco de los objetivos prácticos en relación con el método de identificación genética de las especies (*DNA barcoding*).

una especie dada, cuando la especie está catalogada. Otra cosa es que, con la misma metodología, se quiera y se pueda descubrir especies no conocidas.

La etiqueta *DNA Barcode* se selecciona para un determinado marcador y debe ser estandarizable con facilidad, para que cualquier laboratorio pueda analizar una muestra y dar con la etiqueta correcta. El marcador y los *primers* para PCR seleccionados deben permitir la provisión de un gran banco de datos, donde el número de especies catalogadas sea lo más alto posible, para lo cual deben ser lo más universal y lo más fácilmente manejable. Además, marcador y *primers* deben amplificar un segmento cuya variación, dentro de la misma especie, sea mínima y entre las especies sea máxima.

Desde hace unos diez años se viene trabajando en los grandes grupos de organismos para decidir con precisión y coordinadamente. Se ha desarrollado una iniciativa internacional que ha cristalizado en la formación de una organización que ha ido estructurando el trabajo para poner a punto el método en animales y plantas, primero, y más recientemente en hongos. En los animales el trabajo está ya muy avanzado, utilizando como marcador un segmento de 658 pares de bases de la subunidad I de la citocromo-c oxidasa del ADN mitocondrial (COX1), hay catalogadas unas 60.000 especies. En las plantas se ha descartado ese marcador y se han propuesto dos marcadores cloroplásticos -rbcL y matK- y cuyos resultados cuentan con cierto consenso (CBOL Plant Working Group 2009). Más recientemente parece que se articula también un amplio acuerdo para el uso de los espaciadores de las unidades ribosómicas nucleares (ITS).

En cuanto a los hongos, el grupo de trabajo en el seno del consorcio quedó constituido en 2010. En el grupo coordinador se incluye nuestro laboratorio de la Universidad Complutense (SYSTEMOL). Hasta el momento se han evaluado marcadores incluyendo, cuando era posible, los usados para los otros grupos de organismos (COX1). Las primeras conclusiones del grupo de trabajo han sido objeto de un artículo (CBOL Fungal Working Group 2011). La primera conclusión de esta investigación ha sido precisamente descartar el COX1. La segunda, contrastar la escasa variabilidad de dos marcadores nucleares ribosómicos muy comunes: segmentos de la subunidad pequeña (SSU) que resultó poco variable entre las especies; el segmento más comúnmente usado de la subunidad grande (LSU) que resultó muy variable en algunos grupos, en el conjunto resultó algo menos variable

que los espaciadores internos (ITS). La tercera confirmar el ITS1 como el marcador más variable y adecuado, a pesar de algunos problemas estructurales derivados de tratarse de ribosómico, que es una región multicopiada, lo que ocasionalmente puede causar errores –esto ya lo hemos analizado en el capítulo anterior-. Precisamente para minimizar estos errores se estudiaron varios *loci* codificantes para proteínas como RPB1, RPB2 y MCM7 que son de copia única. Sin embargo, la dificultad de amplificación con *primers* generales (hubo un porcentaje de éxito en la amplificación bastante bajo) obligó también a su descarte. Como consecuencia en el citado artículo se propone al ITS como marcador general para los hongos con la posibilidad de incluir un segundo marcador adicional en algún grupo muy preciso. En algunos taxones liquenizados, por ejemplo *Usnea*, *Bryoria* y *Xanthoparmelia* el ITS resultó poco variable. En todo caso, la idea es que para cada especie de hongo habrá una *ITS Barcode* y, en su caso, otra etiqueta como complementaria.

Una de las razones en las que se encontraba un mayor apoyo, a priori, para considerar ITS como el marcador más idóneo era la hipótesis que muchos investigadores barajaban de que, en grupos concretos de hongos, casi siempre los resultados del ITS daban una alta correlación con un concepto filogenético de especie (Crespo & Pérez-Ortega 2009); en muchos casos también con el concepto morfológico. Tal vez por eso era el marcador más utilizado en las filogenias. Esto precisamente redundó en que fuera creciendo muy rápidamente en el *GenBank* el número de entradas sobre este *locus*; por lo que es con mucho el marcador del que se tienen los datos más abundantes. Y fue ésta la otra importante razón para que haya sido seleccionado como el marcador universal de las especies de hongos. En la actualidad el número de entradas (15 de noviembre de 2011) es de 439.748 correspondientes a 30.393 especies. Y cada día se incrementa.

Precisamente este método tropieza, como cualquier otro, con el problema de la delimitación y reconocimiento de la especie. En trabajos que se están llevando a cabo en este momento (Del Prado & als. 2010, 2011) se asume que los umbrales de variación de las distancias genéticas intra- e interespecíficas son el dato crítico muy interesante para resolver las situaciones concretas en los grupos complejos de especies. Sin embargo, las tasas de mutación no son constantes en los distintos organismos ni siquiera entre organismos relacionados, por lo que las distancias varían considerablemente de unos linajes a otros y de unos tipos de organismos a otros. También este asunto reclama mayor atención y un número aún más alto de análisis para obtener conclusiones rotundas sobre intervalos de variación.

Se ha querido ver en el método de *DNA Barcoding* un intento para orillar las ciencias sistemáticas o para sustituir a la taxonomía (Ebach 2011). Asimismo hay quien, desde fuera, ha celebrado la iniciativa como una propuesta sensacional ya disponible (*The Economist* 2007). Sin embargo se trata de un método que está en sus primeros pasos y que no estará absolutamente puesto en marcha hasta que no se hayan producido necesarias normalizaciones y hasta que los varios problemas prácticos a que hemos hecho mención hayan podido ser resueltos. Desde luego, si no progresa la sistemática, incrementando los catálogos y las bases de datos sobre las especies, este método se agotará en si mismo. No se puede identificar una muestra adjudicándole la etiqueta *DNA Barcode* si la especie a la que pertenece no está catalogada, como ya he señalado. Y este es el punto crítico.

La metodología desarrollada para el etiquetaje molecular tiene también utilidad indirecta para una amplia gama de estudios en relación con la biodiversidad, desde la catalogación hasta la cuantificación de la misma. En este sentido puede usarse como herramienta en los estudios de conservación de la diversidad.

Asimismo numerosos agentes económicos se han interesado por el avance de estos métodos y parte de los estudios que se están dinamizando desde el CBOL se financian con fondos privados. Desde el punto de vista del avance del conocimiento sobre las especies que puede derivarse de este tipo de proyectos, parece una importante vía de trabajo y de confluencia de muchos intereses científicos complementarios.

Espero haberles convencido de que identificar y poder nombrar y clasificar las especies no es, como decía Rousseau, una nomenclatura de loro ni un ejercicio académico.

He dicho. Muchas gracias

Reconocimientos: En la elaboración de este discurso me han ayudado, con su crítica y estímulo, Antonio González Bueno (Historiador de la Ciencia de la UCM), Violeta Demonte (Filóloga del CSIC/UAM), Paloma Cubas (Botánica de la UCM) y Elena Escudero (Fisióloga de la UAM). A todos ellos quiero agradecerles su tiempo.

Gracias, también, a quienes me ayudaron en el trabajo de edición: Guillermo Amo de Paz, Pradeep K. Divakar, Jano Núñez Zapata, Constantino Ruibal y Zuzana Ferencova todos jóvenes investigadores integrantes del grupo de investigación de la UCM, SYSTEMOL. Y a Pedro Gavilán y Carmen García que realizaron el trabajo de impresión.

Referencias

- Acharius, E. 1810. *Lichenographia Universalis...* Gottingae, I.F. Dankwerts.
- Amo de Paz, G., Cubas, P., Divakar, P. K., Lumbsch, H. T. & Crespo, A. 2011. *Origin and Diversification of Major Clades in Parmelioid Lichens (Parmeliaceae, Ascomycota) during the Paleogene Inferred by Bayesian Analysis*. *PLoS ONE*.
- Aptroot, A., Sipman, H. J. M. 2001. "New Hong Kong lichens, ascomycetes and lichenicolous fungi". *J. Hattori Bot. Lab.* 91, 317-343.
- Argüello, A., Del Prado, R., Cubas, P. & Crespo, A. 2007. "Parmelina quercina (Parmeliaceae, Lecanorales) includes four phylogenetically supported morphospecies". *Biol. J. Linn. Soc.* 91, 455-467.
- Arsuaga, J. L. 2009. *El reloj de Mr. Darwin*. Madrid, Temas de Hoy.
- Articus, K., Mattsson, J. E., Tibell, L., Grube, M. & Wedin, M. 2002. "Ribosomal DNA and beta-tubulin data do not support the separation of the lichens *Usnea florida* and *U. subfloridana* as distinct species". *Mycol. Res.* 106, 412-418.
- Arup, U. & Grube, M. 1998. "Molecular systematics of Lecanora subgenus *Placodium*". *Lichenologist* 30, 415-425.
- Berbee, M. L., Carmean, D.A. & Winka, K. 2000. "Ribosomal DNA and resolution of branching order among the ascomycota: how many nucleotides are enough?". *Mol. Phylogenet. Evol.* 17, 337-344.
- Blackwell, M. 2011. "The fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species?". *Am. J. Bot.* 98, 426-438.
- Blanco, O., Crespo, A., Elix, J. A., Hawksworth, D. L. & Lumbsch, H. T. 2004. "A molecular phylogeny and a new classification of parmelioid lichen containing Xanthoparmelia-type lichenan (Ascomycota: Lecanorales)". *Taxon* 53, 959-975.
- Buschbom, J. & Mueller, G. M. 2006. "Testing 'species pair' hypotheses: Evolutionary processes in the lichen-forming species complex *Porpidia flavocoerulescens* and *Porpidia melinodes*". *Mol. Biol. Evol.* 23, 574-586.
- Camerarius, R. J. 1694. *De Sexu Plantarum Epistola*. Tübingen, Typis Vidu Rommeii.
- Carnero, G. 1983. *La cara oscura del Siglo de las Luces*. Madrid, Cátedra.
- Carrasco, M. A. 2010. "In Memoriam. Santiago Castroviejo Bolívar". *Bot. Compl.* 34, 129-130.
- Carstens, B. C. & Dewey, T. A. 2010. "Species delimitation using a combined coalescent and information-theoretic approach: an example from North American myotis bats". *Syst. Biol.* 59, 400-414.
- Casado de Otaola, S. 2010. *Naturaleza patria. Ciencia y sentimiento de la Naturaleza del regeneracionismo*. Madrid, Marcial Pons.
- Castroviejo, S., 2004. *De familias, géneros y especies: la eterna búsqueda de la estabilidad en la clasificación biológica [Discurso leído en el acto de su recepción]*. Madrid, Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

- Chang, J. C., Hsu, M. M. L., Barton, R. C. & Jackson, C. J. 2008. "High-frequency intragenomic heterogeneity of the ribosomal DNA intergenic spacer region in *Trichophyton violaceum*". *Eukaryot. Cell.* 7, 721-726.
- Cracraft, J. 1992. "The species of the birds-of-paradise (Paradisaeidae): Applying the phylogenetic species concept to complex pattern of diversification". *Cladistics* 8, 1-43.
- Cracraft, J. & Donoghue, M. J. (eds.) 2005. *Assembling the tree of life*. Oxford, Oxford University Press.
- Crawford, A. J., Lips, K. R. & Bermingham, E. 2010. "Epidemic disease decimates amphibian abundance, species diversity, and evolutionary history in the highlands of central Panama". *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 107, 13777-13782.
- Crespo, A. 1973. "Composición florística de la costra de líquenes del Herniario-Teucrietum pumili de la provincia de Madrid". *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 30, 57-68.
- Crespo, A., Bridge, P. D., Cubero, O. F. & Hawksworth, D. L. 1997. "Determination of genotypic variability in the lichen-forming fungus *Parmelia sulcata*". In: Türk, R. & Zorer, R. (eds.) *Progress and Problems in Lichenology in the Nineties*, 73-79. Berlín/Stuttgart, Bibliotheca Lichenologica.
- Crespo, A. & Cubero, O. F. 1998. "A molecular approach to the circumscription and evaluation of some genera segregated from *Parmelia* s. lat.". *Lichenologist* 30, 357-369.
- Crespo, A., Gavilán, R., Elix, J. A. & Gutiérrez, G. 1999. "A comparison of morphological, chemical and molecular characters in some parmeliod genera". *Lichenologist* 31, 451-460.
- Crespo, A., Bridge, P.D., Hawksworth, D.L., Grube M., & Cubero, O.F. 1999a. "Comparison of rRNA genotype frequencies of *Parmelia sulcata* from long established and recolonizing sites following sulphur dioxide amelioration". *Pl. Syst. Evol.* 217, 177-183.
- Crespo, A., Blanco, O. & Hawksworth, D. L. 2001. "The potential of the mitochondrial DNA gene for establishing phylogeny and stabilizing generic concepts in the parmeliod lichens". *Taxon* 50, 807-819.
- Crespo, A., Molina, M. C., Blanco, O., Schroeter, B., Sancho, L. G. & Hawksworth, D. L. 2002. "rDNA ITS and beta-tubulin gene sequence analyses reveal two monophyletic groups within the cosmopolitan lichen *Parmelia saxatilis*". *Mycol. Res.* 106, 788-795.
- Crespo, A., Blanco, O., Llimona, X., Ferencova, Z. & Hawksworth, D. L. 2004. "Coscinocladium, an overlooked endemic and monotypic Mediterranean lichen genus of the Physciaceae, reinstated by molecular phylogenetic analysis". *Taxon* 53(2), 405-414.
- Crespo, A., Lumbsch, H. T., Mattsson, J. E., Blanco, O., Divakar, P. K., Articus, K., Wiklund, E., Bawingan, P. A. & Wedin, M. 2007. "Testing morphology-based hypothesis of phylogenetic relationships in Parmeliaceae (Ascomycota) using three ribosomal markers and the nuclear RPB-1 gene". *Mol. Phyl. Evol.* 44, 812-824.
- Crespo, A. & Perez-Ortega, S. 2009. "Cryptic species and species pairs in lichens: A discussion on the relationship between molecular phylogenies and morphological characters". *Anal. Jard. Bot. Madrid* 66, 71-81.
- Crespo, A., Kauff, F., Divakar, P. K., Del Prado, R., Pérez-Ortega, S., Amo de Paz, G., Ferencova, Z., Blanco, O., Roca-Valiente, B., Núñez-Zapata, J., Cubas, P., Argüello, A., Elix, J. A., Esslinger, T. L., Hawksworth, D. L., Millanes, A., Molina, M. C., Wedin, M., Ahti, T., Aptroot, A., Barreno, E., Bungartz, F., Calvelo, S., Candan, M., Cole, M., Ertz, D., Goffinet, B., Lindblom, L., Lücking, R., Lutzoni, F., Mattsson, J., Messuti, M. I., Miadlikowska, J., Piercey-Normore, M., Rico, V. J., Sipman, H. J. M., Schmitt, I., Spribille, T., Thell, A., Thor, G., Upreti, D. K. & Lumbsch, H. T. 2010a. "Phylogenetic generic classification of parmeliod lichens (Parmeliaceae, Ascomycota) based on molecular, morphological and chemical evidence". *Taxon* 59, 1735-1753.

- Crespo, A., Ferencova, Z., Pérez-Ortega, S., Elix, J. A. & Divakar, P. K. 2010b. "Austroparmelina, a new Australasian lineage in parmelioid lichens (Parmeliaceae, Ascomycota)". *System. Biodiv.* 8, 209-221.
- Crespo, A. & Lumbsch, H. T., 2010. "Cryptic species in lichen-forming fungi". *IMA Fungus* 1, 167-170.
- Crespo, A., Divakar, P. K. & Hawksworth, D. L. 2011. "Generic concepts in parmelioid lichens, and the phylogenetic value of characters used in their circumscription". *Lichenologist* 43, 511-535.
- Cubas, P., Pardo, C., Tahiri, H. & Castroviejo, S. 2010. "Phylogeny and diversification of Adenocarpus DC. (Leguminosae)". *Taxon* 59(3), 720-732.
- Cubero, O. F., Crespo, A., Esslinger, T. L. & Lumbsch, H. T. 2004. "Molecular phylogeny of the genus Physconia (Ascomycota, Lecanorales) inferred from a Bayesian analysis of nuclear ITS rDNA sequences". *Mycol. Res.* 108, 498-505.
- Culberson, C. F. & Culberson, W. L. 1976. "Chemosyndromic variation in lichens". *Syst. Bot.* 1, 325-339.
- Darwin, C. 1858 "On the Tendency of Species to form Varieties; and on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection". *J. Linn. Soc. Zool.*, [1858], 46-50.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life, 1st edⁿ*. London, John Murray.
- Darwin, C. 1963. *El origen de las especies por la selección natural*. [Ávila]: Ediciones Ibéricas. 2 tomos.
- Darwin, C. 1967. *The growth of an idea: letters 1831-1860 Darwin and Henslow [edited by Nora Barlow]*. Berkeley, University of California Press.
- Darwin, C. 1968. *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. [Edited with an introduction by J.W. Burrow]*. Harmondsworth, Penguin Books.
- Darwin, C. 1989. *Voyage of the Beagle. Charles Darwin's Journal of Researches. [Edited and abridged with an introduction by J. Browne & M. Neve]*. Harmondsworth, Penguin Books.
- De la Nuez, S. 1997. "Viera y Clavijo poeta ilustrado". *Nueva Revista de Filología Hispánica*. 45(2), 391-408.
- De Las Casas Pestana, P. J. *La isla de San Miguel de La Palma: su pasado, su presente y su porvenir (bosquejo histórico)*. Santa Cruz de Tenerife, Imprenta de A. J. Benítez. (2004. Ed. facsímil 2004 prologado por Germán González).
- Del Prado, R., Ferencova, Z., Armas-Crespo V., Amo de Paz, G., Cubas, P. & Crespo, A. 2007. "The arachiform vacuolar body, an overlooked shared character in the ascospores of a large monophyletic group within Parmeliaceae (Xanthoparmelia clade, Lecanorales)". *Mycol. Res.* 91, 455-467.
- Del Prado, R., Cubas, P., Lumbsch, H. T., Divakar, P. K., Blanco, O., De Paz, G. A., Molina, M. C. & Crespo, A. 2010. "Genetic distances within and among species in monophyletic lineages of Parmeliaceae (Ascomycota) as a tool for taxon delimitation". *Mol. Phylogen. Evol.* 56, 125-133.
- Del Prado, R., Divakar, P. K. & Crespo, A. 2011. "Using genetic distances in addition to ITS molecular phylogeny to identify potential species in the Parmotrema reticulatum complex: a case study". *Lichenologist* 46, 569-583.
- DePriest, P. T., 1993. "Molecular innovations in lichen systematics: the use of ribosomal and intron nucleotide sequences in the Cladonia chlorophaea complex". *Bryologist* 96, 314-325.

- DePriest, P. T. 2004. "Early molecular investigations of lichen-forming symbionts: 1986-2001". *Ann. Rev. Microbiol.* 58, 273-301.
- De Queiroz, K. 2007. "Species concepts and species delimitation". *Syst. Biol.* 56, 879-886.
- Divakar, P. K., Blanco, O., Hawksworth, D. L. & Crespo, A. 2005. "Molecular phylogenetic studies on the *Parmotrema reticulatum* (syn. *Rimelia reticulata*) complex, including the confirmation of *P. pseudoreticulatum* as a distinct species". *Lichenologist* 37, 55-65.
- Divakar, P. K., Amo de Paz, G., Del Prado, R., Esslinger, T. L. & Crespo, A. 2007. "Upper cortex anatomy corroborates phylogenetic hypothesis in species of *Physconia* (Ascomycota, Lecanoromycetes)". *Mycol. Res.* 111, 1311-1320.
- Divakar, P. K., Figueras, G., Hladun, N. L. & Crespo, A. 2010a. "Molecular phylogenetic studies reveal an undescribed species within the North American concept of *Melanelia glabra* (Parmeliaceae)". *Fun. Diver.* 42, 47-55.
- Divakar, P. K., Lumbsch, H. T., Ferencova, Z., Del Prado, R. & Crespo, A. 2010b. "Remototrachyna, a newly recognized tropical lineage of lichens in the Hypotrachyna clade (Parmeliaceae, Ascomycota), originated in the Indian subcontinent". *Am. J. Bot.* 97, 579-590.
- Dobzhansky, T. 1935. "A critique of the species concept in Biology". *Philosophy of Science* 2, 344-355.
- Dobzhansky, T. 1977. "Nothing in Biology Makes Sense except in the Light of Evolution". *The American Biology Teacher* 35, 125-129.
- Dobzhansky, T., Ayala, F. J., Stebbins, G. L. & Valentine, J. W. 1977. *Evolution*. San Francisco, Freeman.
- Ebach, M. C., Valdecasas, A. G. & Wheeler, Q. D. 2011. "Impediments to taxonomy and users of taxonomy: accessibility and impact evaluation". *Cladistics* 27, 550-557.
- [The Economist]. 2007. "Science and Technology. Name, rank and serial number. Biologists want to barcode half a million species in the next five years". *The Economist*, [22-IX-2007].
- [The Economist]. 2011. "Species. Number of the beasts". *The Economist* [on line], [24-VIII-2011].
- Eldredge, N. & Cracraft, J. 1980. *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process. Method and Theory in Comparative Biology*. New York, Columbia University Press.
- Elix, J. A. 1993. "Progress in generic delimitation of *Parmelia* sensu lato lichens (Ascomycota: Parmeliaceae) and a synoptic key to the Parmeliaceae". *Bryologist* 96, 359-383.
- Elix, J. A., Corush, J. & Lumbsch, H. T. 2009. "Triterpene chemosyndromes and subtle morphological characters characterise lineages in the *Physcia aipolia* group in Australia (Ascomycota)". *System. Biodiv.* 7, 479-487.
- Endersby, J. (ed.) 2009. *Charles Darwin. On the origin of Species*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Feau, N., Decourcelle, T., Husson, C., Desprez-Loustau, M. L. & Dutech, C. 2011. "Finding single copy genes out of sequenced genomes for multilocus phylogenetics in non-model fungi". *Plos One*. 6. [DOI: 10.1371/journal.pone.0018803].
- Fontaneto, D., Iakovenko, N., Eyres, I., Kaya, M., Wyman, M. & Barraclough, T. G. 2011. "Cryptic diversity in the genus *Adineta* Hudson & Gosse, 1886 (Rotifera: Bdelloidea: Adinetidae): a DNA taxonomy approach". *Hydrobiologia* 662, 27-33.
- Galloway, D. 2008. "Lichen biogeography". In: Nash III, T. H. *Lichen Biology*. [Second Edition], 315-335. Cambridge, Cambridge University Press.
- Galloway, D. 2009. "Darwin's lichens". *The Linnean* 25, 36-51.
- Gargas, A., DePriest, P. T., Grube, M. & Tehler, A. 1995. "Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny". *Science* 268, 1492-1495.

- Goffinet, B., Miadlikowska, J. & Goward, T. 2003. "Phylogenetic inferences based on nrDNA sequences support five morphospecies within the *Peltigera didactyla* complex (lichenized Ascomycota)". *Bryologist* 106, 349-364.
- González Bueno, A. & Puerto Sarmiento, F. J. 1993. "Política científica y expediciones botánicas en el programa colonial español ilustrado". En: Lafuente, A., Elena, A. & Ortega, M. L. (eds.) *Mundialización de la ciencia y la cultura nacional [Actas del Congreso Internacional Ciencia, Descubrimiento y Mundo Colonial]*, 331-340. Madrid, Doce Calles.
- González Bueno, A. 2008. *El principio de los botánicos Linneo*. Madrid, Nivola.
- Grant, V. 1981. *Plant speciation*. [Second edition]. New York, Columbia University Press.
- Grube, M. & Kroken, S. 2000. "Molecular approaches and the concept of species and species complexes in lichenized fungi". *Mycol. Res.* 104, 1284-1294.
- Grube, M. & Winka, K. 2002. "Progress in understanding the evolution and classification of lichenized ascomycetes". *Mycologist* 16, 67-76.
- Grube, M. & Hawksworth, D. L. 2007. "Trouble with lichen: the re-evaluation and re-interpretation of thallus form and fruit body types in the molecular era". *Mycol. Res.* 111, 1116-1132.
- Hale, M. E. 1974. "Bulbothrix, Parmelina, Relicina and Xanthoparmelia, four new genera in the Parmeliaceae (Lichenes)". *Phytologia* 28, 479-490.
- Hawksworth, D. L. 1991. "The fungal dimension of biodiversity-magnitude, significance, and conservation". *Mycol. Res.* 95, 641-655.
- Hawksworth, D. L., James, P. W. & Coppins, B. J. 1980. "Checklist of British lichen-forming, lichenicolous and allied fungi". *Lichenologist* 12, 1-115.
- Hawksworth, D. L. & Rossman, A. Y. 1997. "Where are all the undescribed fungi?". *Phytopathology* 87, 888-891.
- Hawksworth, D. L. 2001. "The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited". *Mycol. Res.* 105, 1422-1432.
- Hawksworth, D. L. 2006. "Pandora's Mycological Box: Molecular sequences vs. morphology in understanding fungal relationships and biodiversity". *Rev. Iberoam. Micol.* 23, 127-133.
- Hawksworth, D. L. & Wiltshire, P. E. 2010. "Forensic mycology: the use of fungi in criminal investigations". *Forensic Sci. Int.* 206(1/3), 1-11.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Buenos Aires, Editorial Universitaria.
- Hibbett, D. S., Lutzoni, F., McLaughlin, D. J., Spatafora, J. W., Vilgalys, R. 2006. "Reconstructing the early evolution of fungi using a six-gene phylogeny". *Nature* 443, 818-822.
- Hibbett, D. S., Binder, M., Bischoff, J. F., Blackwell, M., Cannon, P. F., Eriksson, O. E., Huhndorf, S., James, T., Kirk, P. M., Lücking, R., Lumbsch, H. T., Lutzoni, F., Matheny, P. B., MacLaughlin, D. J., Powell, M. J., Redhead, S., Schoch, C. L., Spatafora, J. W., Stalpers, J. A., Vilgalys, R., Aime, M. C., Aptroot, A., Bauer, R., Begerow, D., Benny, G. L., Castlebury, L. A., Crous, P. W., Dai, Y. C., Gams, W., Geiser, D. M., Griffith, G. W., Gueidan, C., Hawksworth, D. L., Hestmark, G., Hosaka, K., Humber, R. A., Hyde, K. D., Ironside, J. E., Koljalg, U., Kurtzman, C. P., Larsson, K. H., Lichwardt, R., Longcore, J., Miadlikowska, J., Miller, A., Moncalvo, J. M., Mozley-Standridge, S., Oberwinkler, F., Parmasto, E., Reeb, V., Rogers, J. D., Roux, C., Ryvarden, L., Sampaio, J. P., Schüßler, A., Sugiyama, J., Thorn, R. G., Tibell, L., Untereiner, W. A., Walker, C., Wang, Z., Weir, A., Weiss, M., White, M. M., Winka, K., Yao, Y. J. & Zhang, N. 2007. "A higher-level phylogenetic classification of the Fungi". *Mycol. Res.* 111, 509-547.

- Hirsch, J. E. 2005. "An index to quantify an individual's scientific research output". *PNAS* 102, 16569-16572.
- Hodkinson, B. P. & Lendemer, J. C. 2011. "Molecular analyses reveal semi-cryptic species in *Xanthoparmelia tasmanica*". *Biblioth. Lichenol.* 106, 115-126.
- Högnabba, F. & Wedin, M. 2003. "Molecular phylogeny of the *Sphaerophorus globosus* species complex". *Cladistics* 19, 224-232.
- Kärnefelt, I. & Frödén, P. 2007. "Erik Acharius - the last of the Linnean pupils". *Svenska Linnésällskapets Årsbok* [2007], 105-131.
- Knowles, L. L. & Carstens, B. C. 2007. "Delimiting species without monophyletic gene trees". *Syst. Biol.* 56, 887-895.
- Krog, H. & Swinscow, T. D. V. 1979. "Parmelia subgenus Hypotrachyna in East Africa". *Norweg. J. Bot.* 26, 11-43.
- Kroken, S. & Taylor, J. W. 2001. "A gene genealogical approach to recognize phylogenetic species boundaries in the lichenized fungus *Letharia*". *Mycologia* 93, 38-53.
- LaGreca, S. 1999. "A phylogenetic evaluation of the *Ramalina americana* chemotype complex (lichenized Ascomycota, Ramalinaceae) based on rDNA ITS sequence data". *Bryologist* 102, 602-618.
- Landvik, S., Eriksson, O. E. & Berbee, M. L. 2001. "Neolecta - a fungal dinosaur? Evidence from beta-tubulin amino acid sequences". *Mycologia* 93, 1151-1163.
- Larson, J. L. 1971. *Reason and experience: the representation of natural order in the work of Carl von Linne*. Berkeley, California University Press.
- Leavitt, S. D., Johnson, L. A. & St Clair, L. L. 2011a. "Species delimitation and evolution in morphologically and chemically diverse communities of the lichen-forming genus *Xanthoparmelia* (Parmeliaceae, Ascomycota) in western North America". *Amer. J. Bot.* 98, 175-188.
- Leavitt, S. D., Johnson, L. A., Goward, T. & St Clair, L. L. 2011b. "Species delimitation in taxonomically difficult lichen-forming fungi: an example from morphologically and chemically diverse *Xanthoparmelia* (Parmeliaceae) in North America". *Mol. Phylogen. Evol.* 60, 317-332.
- Leavitt, S. D., Fankhauser, J. D., Leavitt, D. H., Porter, L. D., Johnson, L. A. & St Clair, L. L. 2011c. "Complex patterns of speciation in cosmopolitan "rocky posy" lichens-discovering and delimiting cryptic fungal species in the lichen-forming *Rhizoplaca melanophthalma* species complex (Lecanoraceae, Ascomycota)". *Mol. Phylogen. Evol.* 59, 587-602.
- Leighton, W. A. 1851. *The British species of angiocarpous lichens, elucidated by their sporidia*. London, Ray Society.
- Letrouit-Galinou, M. A. 1970. "Les apothécies et les ascques du *Parmelia conspersa* (Discolichen, Parmeliacée)". *Bryologist* 73, 39-58.
- Lewin, R. 1997. "Patterns in evolution. The new molecular view". Scientific American Library. New York.
- Lewontin, R. C. 1970. "The units of selection". *Ann. Rev. Ecol. System.* 1, 1-18.
- Linnaeus, C. 1735. *Systema Naturae*. Leiden [Lugduni Batavorum]: Apud Theodorum Haak, ex Typographia Joannis Wilhelmi de Groot.
- Llimona, X. & Hladun, N. L. 2001. "Checklist of the Lichens and lichenicolous Fungi of the Iberian Peninsula and Balearic Islands". *Bocconeia* 14, 1-581.
- Lohtander, K., Källersjö, M. & Tehler, A. 1998a. "Dispersal strategies in *Roccellina capensis* (Arthoniales)". *Lichenologist* 30, 341-350.
- Lohtander, K., Myllys, L., Sundin, R., Källersjö, M. & Tehler, A. 1998b. "The species pair concept in the lichen *Dendrographa leucophaea* (Arthoniales): Analyses based on ITS sequences". *Bryologist* 101, 404-411.

- Luceño, M. & Castroviejo, S. 1991. Agmatoploidy in *Carex laevigata* (Cyperaceae). Fusion and fission of chromosomes as the mechanism of cytogenetic evolution in Iberian populations. *Plant Syst. Evol.* 177: 149-159.
- Lücking, R., Del Prado, R., Lumbsch, H. T., Will-Wolf, S., Aptroot, A., Sipman, H. J. M., Umana, L. & Chaves, J. L. 2008. "Phylogenetic patterns of morphological and chemical characters and reproductive mode in the *Heterodermia obscurata* group in Costa Rica (Ascomycota, Physciaceae)". *System. Biodiv.* 6, 31-41.
- Lücking, R., Huhndorf, S., Pfister, D. H., Rivas Plata, E. & Lumbsch, H. T. 2009. "Fungi evolved right on track". *Mycologia* 101, 810-822.
- Lumbsch, H. T. 1998. "The use of metabolic data in lichenology at the species and subspecific levels". *Lichenologist* 30, 357-367.
- Lumbsch, H. T. 2000. "Phylogeny of filamentous ascomycetes". *Naturwissenschaften* 87, 335-342.
- Lumbsch, H. T., 2002. "How objective are genera in euascomycetes? Perspectives in Plant Ecology". *Evol. System.* 5, 91-101.
- Lumbsch, H. T. 2006. "Recent trends in phylogeny and classification of lichen-forming ascomycetes". In: Ganguli, B. N. & Deshmukh, S. K. (eds) *Fungi. Multifaceted microbes*, 153-168. New Delhi, Anamaya Publishers.
- Lumbsch, H. T. & Huhndorf, S. M. 2007. "Whatever happened to the pyrenomycetes and loculoascomycetes?". *Mycol. Res.* 111, 1064-1074.
- Lumbsch, H. T., Hipp, A. L., Divakar, P. K., Blanco, O. & Crespo, A. 2008. "Accelerated evolutionary rates in tropical and oceanic parmelioid lichens (Ascomycota)". *BMC. Evol. Biol.* 8, 257.
- Lumbsch, H. T., Mangold, A., Martín, M. P. & Elix, J. A. 2008. "Species recognition and phylogeny of *Thelotrema* species in Australia (Ostropales, Ascomycota)". *Austr. Syst. Bot.* 21, 217-227.
- Lumbsch, H. T. & Huhndorf, S. M. 2010. "Myconet Volume 14 Outline of Ascomycota-2009 Notes on Ascomycete Systematics. N°s. 4751-5113". *Fieldiana-Life Earth Sci.* 1, 1-64.
- Lumbsch, H. T., Ahti, T., Altermann, S., Amo de Paz, G., Aptroot, A., Arup, U., Barcenas Peña, A., Bawingan, P. A., Benatti, M. N., Betancourt, L., Björk, C. R., Boonpragob, K., Brand, M., Bungartz, F., Caceres, M. E. S., Candan, M., Chaves, J. L., Clerc, P., Common, R., Coppins, B. J., Crespo, A., Dal Forno, M., Divakar, P. K., Duya, M. V., Elix, J. A., Elvebak, A., Fankhauser, J., Farkas, E., Ferraro, L. I., Fischer, E., Galloway, D. J., Gaya, E., Giralt, M., Goward, T., Grube, M., Hafellner, J., Herrera Campos, M. A., Kalb, K., Kärnfeldt, I., Kantvilas, G., Killmann, D., Kirika, P., Knudsen, K., Komposch, H., Kondratyuk, S., Lawrey, J. D., Mangold, A., Marcelli, M. P., McCune, B., Michlig, A., Miranda Gonzalez, R., Moncada, B., Naikatini, A., Nelsen, M. P., Øvstedral, D. O., Palice, Z., Papong, K., Parnmen, S., Pérez-Ortega, S., Printzen, C., Rico, V. J., Rivas Plata, E., Robayo, J., Rosabal, D., Ruprecht, U., Salazar Allen, N., Sancho, L. G., Santos de Jesus, L., Santos Vieira, T., Schultz, M., Seaward, M. R. D., Sérusiaux, E., Schmitt, I., Sipman, H. J. M., Sohrabi, M., Søchting, U., Søgaard, M. Z., Sparrius, L. B., Spielmann, A., Spribille, T., Sutjarittrakan, J., Thammathaworn, A., Thell, A., Thor, G., Thüs, H., Timdal, E., Truong, C., Türk, R., Umaña Tenorio, L., Uperti, D. K., van den Boom, P., Vivas Rebuelta, M., Wedin, M., Will-Wolf, S., Wirth, V., Wirtz, N., Yahr, R., Yeshitela, K., Ziemmek, F., Wheeler, T. & Lücking, R. 2011. "One hundred new species of lichenized fungi: a signature of undiscovered global diversity". *Phytotaxa* 18, 1-127.
- Lumbsch, H. T. & Leavitt, S. D. 2011. "Goodbye morphology? A paradigm shift in the delimitation of species in lichenized fungi". *Fungal Diversity* 50, 59-72.

- Lutzoni, F., Pagel, M. & Reeb, V. 2001. "Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors". *Nature* 411, 937-940.
- Lutzoni, F., Kauff, F., Cox, C. J., McLaughlin, D., Celio, G., Dentinger, B., Padamsee, M., Hibbett, D., James, T. Y., Baloch, E., Grube, M., Reeb, V., Hofstetter, V., Schoch, C., Arnold, A. E., Miadlikowska, J., Spatafora, J., Johnson, D., Hambleton, S., Crockett, M., Shoemaker, R., Sung, G. H., Lucking, R., Lumbsch, T., O'Donnell, K., Binder, M., Diederich, P., Ertz, D., Gueidan, C., Hansen, K., Harris, R. C., Hosaka, K., Lim, Y. W., Matheny, B., Nishida, H., Pfister, D., Rogers, J., Rossman, A., Schmitt, I., Sipman, H., Stone, J., Sugiyama, J., Yahr, R. & Vilgalys, R. 2004. "Assembling the fungal tree of life: Progress, classification and evolution of subcellular traits". *Amer. J. Bot.* 91, 1446-1480.
- Mattsson, J. E. & Lumbsch, H. T. 1989. "The use of the species pair concept in lichen taxonomy". *Taxon* 38, 238-241.
- Mattsson, J. E. & Wedin, M. 1998. "Phylogeny of the Parmeliaceae-DNA data versus morphological data". *Lichenologist* 30, 463-472.
- Mayden, R. L. 1997. "A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem". In: Claridge, M. F., Dawah, H. A. & Wilson, M. R. (eds.) *Species: The units of biodiversity*, 381-424. London, Chapman & Hall.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species from the view-point of a Zoologist*. New York, Columbia University Press.
- Mayr, E. 1948. "The bearing of the new systematics on genetical problems: the nature of species". *Adv. Genet.* 2, 205-237.
- Mayr, E. 1957. "Species concepts and definitions". In: Mayr, E. (ed.) *The species problem*. *Amer. Assoc. Adv. Sci.* 50, 1-22.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Cambridge [MA], Harvard University Press.
- McCune, B. & Schoch, C. 2009. "Hypogymnia minilobata (Parmeliaceae), a new lichen from coastal California". *Bryologist* 112, 94-100.
- McDonald, T., Miadlikowska, J. & Lutzoni, F. 2003. "The lichen genus *Sticta* in the Great Smoky Mountains: A phylogenetic study of morphological, chemical, and molecular data". *Bryologist* 106, 61-79.
- Miadlikowska, J., Kauff, F., Hofstetter, V., Fraker, E., Grube, M., Hafellner, J., Reeb, V., Hodkinson, B. P., Kukwa, M., Lücking, R., Hestmark, G., García Otalora, M., Rauhut, A., Büdel, B., Scheidegger, C., Timdal, E., Stenroos, S., Brodo, I., Perlmutter, G. B., Ertz, D., Diederich, P., Lendemer, J. C., May, P., Schoch, C. L., Arnold, A. E., Gueidan, C., Tripp, E., Yahr, R., Robertson, C. & Lutzoni, F. 2006. "New insights into classification and evolution of the Lecanoromycetes (Pezizomycotina, Ascomycota) from phylogenetic analyses of three ribosomal RNA- and two protein-coding genes". *Mycologia* 98, 1088-1103.
- Molina, M. C., Crespo, A., Blanco, O., Hladun, N. & Hawksworth, D. L. 2002. "Molecular phylogeny and status of *Diploicia* and *Diplotomma*, with observations on *Diploicia subcanescens* and *Diplotomma rivas-martinezii*". *Lichenologist* 34, 509-519.
- Molina, M. C., Crespo, A., Blanco, O., Lumbsch, H. T. & Hawksworth, D. L. 2004. "Phylogenetic relationships and species concepts in *Parmelia* s. str. (Parmeliaceae) inferred from nuclear ITS rDNA and beta-tubulin sequences". *Lichenologist* 36, 37-54.
- Monaghan, M. T., Wild, R., Elliot, M., Fujisawa, T., Balke, M., Inward, D. J., Lees, D. C., Ranaivosolo, R., Eggleton, P., Barraclough, T. G. & Vogler, A. P. 2009. "Accelerated species inventory on Madagascar using coalescent-based models of species delineation". *Syst. Biol.* 58, 298-311.
- Mora C., Tittensor, D. P., Adl, S., Simpson, A. G. B., Worm, B. 2011. "How many species are there on Earth and in the Ocean?". *PLoS Biol* 9(8): e1001127. [doi:10.1371/journal.pbio.1001127].

- Muggia, L., Grube, M. & Tretiach, M. 2008. "A combined molecular and morphological approach to species delimitation in black-fruited, endolithic Caloplaca: high genetic and low morphological diversity". *Mycol. Res.* 112, 36-49.
- Mullis, K., Falloona, F., Scharf, S., Saiki, R., Horn, G. & Erlich, H. 1986. "Specific enzymatic amplification of DNA in vitro: the polymerase chain reaction". *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 51, 263-273.
- Mylllys, L., Lohtander, K., Källersjö, M. & Tehler, A. 1999. "Sequence insertions and ITS data provide congruent information on Roccella canariensis and R. tuberculata (Arthoniales, Euascomycetes) phylogeny". *Mol. Phylogen. Evol.* 12, 295-309.
- Mylllys, L., Lohtander, K. & Tehler, A. 2001. "Beta-tubulin, ITS and group I intron sequences challenge the species pair concept in Physcia aipolia and P. caesia". *Mycologia* 93, 335-343.
- Nelsen, M. P. & Gargas, A. 2009. "Assessing clonality and chemotype monophyly in Thamnolia (Icmadophilaceae)". *Bryologist* 112, 42-53.
- Núñez-Zapata, J., Divakar, P. K., Del Prado, R., Cubas, P., Hawksworth, D. L. & Crespo, A. 2011. "Conundrums in species concepts: the discovery of a new cryptic species segregated from Parmelina tiliacea (Ascomycota: Parmeliaceae)". *Lichenologist* 43, 603-616.
- O'Brien, H. E., Miadlikowska, J. & Lutzoni, F. 2009. "Assessing reproductive isolation in highly diverse communities of the lichen-forming fungal genus Peltigera". *Evolution* 63, 2076-2086.
- O'Donnell, K. & Cigelnik, E. 1997. "Two divergent intragenomic rDNA ITS2 types within a monophyletic lineage of the fungus Fusarium are non orthologous". *Mol. Phylogen. Evol.* 7, 103-116.
- Opąnowicz, M., Blaha, J. & Grube, M. 2006. "Detection of paralogous polyketide synthase genes in Parmeliaceae by specific primers". *Lichenologist* 38, 47-54.
- Otalora, M. A. G., Martínez, I., Aragón, G. & Molina, M. C. 2010. "Phylogeography and divergence date estimates of a lichen species complex with a disjunct distribution pattern". *Amer. J. Bot.* 97, 216-223.
- Ott, S., Brinkmann, M., Wirtz, N. & Lumbsch, H. T. 2004. "Mitochondrial and nuclear ribosomal DNA data do not support the separation of the Antarctic lichens Umbilicaria kappennii and Umbilicaria antarctica as distinct species". *Lichenologist* 36, 227-234.
- Parnmen, S., 2011. *Molecular evolution and species delimitation of lichens in the genus Cladina (Lecanorales, Ascomycota)*. Bangkok, Srinakharinwirot University.
- Pérez-Ortega, S., Spiribille, T., Palice, Z., Elix, J. A. & Printzen, C. 2010. "A molecular phylogeny of the Lecanora varia group, including a new species from western North America". *Mycol. Progress.* 9, 523-535.
- Poelt, J., 1972. "Die taxonomische Behandlung von Artenpaaren bei den Flechten". *Bot. Not.* 125, 77-81.
- Poelt, J. 1973a. "Systematic evaluation of morphological characters". In: Ahmadjian, V. & Hale, M. E. (eds.) *The lichens*. 91-115. New York, Academic Press.
- Poelt, J. 1973b. "Appendix A. Classification". In: Ahmadjian, V. & Hale, M. E. (eds). *The lichens*, 599-632. New York, Academic Press.
- Printzen, C. & Ekman, S. 2002. "Genetic variability and its geographical distribution in the widely disjunct Cavernularia hultenii". *Lichenologist* 34, 101-111.
- Printzen, C., Ekman, S. & Tonsberg, T. 2003. "Phylogeography of Cavernularia hultenii: evidence of slow genetic drift in a widely disjunct lichen". *Mol. Ecol.* 12, 1473-1486.
- Printzen, C. 2010a. "Lichen Systematics: the role of morphological and molecular data to reconstruct phylogenetic relationships". In: Lüttge, U. (ed.) *Progress in Botany*, 71, 233-275. Berlin, Springer.

- Printzen, C. 2010b. *Abteilung Botanik und Molekulare Evolutionsforschung*. Frankfurt, Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum Frankfurt.
- Purvis A. & Hector A. 2000. "Getting the measure of biodiversity". *Nature* 405, 212-219.
- [Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales]. 2010. *Homenaje al Ex^{emo} S^r. D. Santiago Castroviejo Bolíbar. Sesión necrológica celebrada el 25 de noviembre de 2009*. Madrid, Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.
- Richards, R. A. 2010. *The species problema: a philosophical analysis*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Richards, E. J. 2011. "Natural epigenetic variation in plant species: a view from the field". *Curr. Op. Plant Biol.* 14, 204-209.
- Rooney, A. P. & Ward, T. J. 2005. "Evolution of a large ribosomal RNA multigene family in filamentous fungi: birth and death of a concerted evolution paradigm". *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102, 5084-5089.
- Rousseau, J. J. 2005. *Lettres élémentaires sur la botanique* [Édition préfacée par Denise Le Dantec]. Paris, Mercure de France.
- Ruprecht, U., Lumbsch, H. T., Brunauer, G., Green, T. G. A. & Turk, R. 2010. "Diversity of Lecidea (Lecideaceae, Ascomycota) species revealed by molecular data and morphological characters". *Ant. Sci.* 22, 727-741.
- Schoch, C. L., Sung, G. H., López-Giráldez, F., Townsend, J. P., Miadlikowska, J., Hofstetter, V., Robbertse, B., Matheny, P. B., Kauff, F., Wang, Z., Gueidan, C., Andrie, R. M., Trippé, K., Ciufetti, L. M., Wynns, A., Fraker, E., Hodkinson, B. P., Bonito, G., Groenewald, J.Z., Arzanlou, M., De Hoog, G. S., Crous, P. W., Hewitt, D., Pfister, D. H., Peterson, K., Gryzenhout, M., Wingfield, M. J., Aptroot, A., Suh, S. O., Blackwell, M., Hillis, D.M., Griffith, G. W., Castlebury, L. A., Rossman, A. Y., Lumbsch, H. T., Lucking, R., Budel, B., Rauhut, A., Diederich, P., Ertz, D., Geiser, D. M., Hosaka, K., Inderbitzin, P., Kohlmeyer, J., Volkmann-Kohlmeyer, B., Mostert, L., O'Donnell, K., Sipman, H., Rogers, J. D., Shoemaker, R. A., Sugiyama, J., Summerbell, R. C., Untereiner, W., Johnston, P. R., Stenroos, S., Zuccaro, A., Dyer, P. S., Crittenden, P. D., Cole, M. S., Hansen, K., Trappe, J. M., Yahr, R., Lutzoni, F. & Spatafora, J. W. 2009. "The Ascomycota Tree of Life: A Phylum-wide Phylogeny Clarifies the Origin and Evolution of Fundamental Reproductive and Ecological Traits". 2009. *Syst. Biol.* 58, 224-239.
- Seifert, K. A. 2009. "Progress towards DNA barcoding of fungi". *Mol. Ecol. Res.* 9, 83-89.
- Seifert, K. A., Samson, R. A., Deward, J. R., Houbraken, J., Levesque, C. A., Moncalvo, J. M., Louis-Seize, G. & Hebert, P. D. N. 2007. "Prospects for fungus identification using C01 DNA barcodes, with *Penicillium* as a test case". *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 104, 3901-3906.
- Seymour, F. A., Crittenden, P. D., Wirtz, N., Ovstedral, D. O., Dyer, P. S. & Lumbsch, H. T. 2007. "Phylogenetic and morphological analysis of Antarctic lichen-forming *Usnea* species in the group *Neuropogon*". *Ant. Sci.* 19, 71-82.
- Simon, D. M., Hummel, C. L., Sheeley, S. L. & Bhattacharya, D. 2005. "Heterogeneity of intron presence or absence in rDNA genes of the lichen species *Physcia aipolia* and *P. stellaris*". *Curr. Genet.* 47, 389-399.
- Simon, U. K. & Weiss, M. 2008. "Intragenomic variation of fungal ribosomal genes is higher than previously thought". *Mol. Biol. Evol.* 25, 2251-2254.
- Simpson, G. G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. New York, Columbia University Press.
- Sites, J. & Marshall, J. 2004. "Operational criteria for delimiting species". *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 199-227.
- Spatafora, J. W., Sung, G. H., Johnson, D., Hesse, C., O'Rourke, B., Serdani, M., Spotts, R., Lutzoni, F., Hofstetter, V., Miadlikowska, J., Reeb, V., Gueidan, C., Fraker, E., Lumbsch, T., Lücking, R., Schmitt, I., Hosaka, K., Aptroot, A., Roux, C., Miller, A. N.,

- Geiser, D. M., Hafellner, J., Hestmark, G., Arnold, A. E., Büdel, B., Rauhut, A., Hewitt, D., Untereiner, W. A., Cole, M. S., Scheidegger, C., Schultz, M., Sipman, H. & Schoch, C. L. 2006. "A five-gene phylogeny of Pezizomycotina". *Mycologia* 98, 1018-1028.
- Stuessy, T. F. 2009. *Plant taxonomy. The systematic evaluation of comparative data*. New York, Columbia University Press.
- Taylor, J. W., Jacobson, D. J., Kroken, S., Kasuga, T., Geiser, D. M., Hibbett, D. S. & Fisher, M. C. 2000. "Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi". *Fung. Gen. Biol.* 31, 21-32.
- Taylor, J. W., Spatafora, J., O'Donnell, K., Lutzoni, F., James, T., Hibbett, D. S., Geiser, D., Bruns, T. D. & Blackwell, M. 2004. "The Fungi". In: Cracraft, J. & Donoghue, M. J. (eds.) *Assembling the tree of life*, 171-194. Oxford, Oxford University Press.
- Tehler, A. 1982. "The species pair concept in lichenology". *Taxon* 31, 708-714.
- Tehler, A. & Källersjö, M. 2001. "Parmeliopsis ambigua and P. hyperopta (Parmeliaceae): species or chemotypes?". *Lichenologist* 33, 403-408.
- Thell, A., Feuerer, T., Elix, J. A. & Kärnfelt, I. 2006. A contribution to the phylogeny and taxonomy of *Xanthoparmelia* (Ascomycota, Parmeliaceae). *J. Hattori Bot. Lab.* 100, 797-807.
- Thell, A., Elix, J. A. & Søchting, U. 2009. "Xanthoparmelia lineola s.l. in Australia and North America". *Biblioth. Lichenol.* 99, 393-404.
- Templeton, A. R. 2001. "Using phylogeographic analyses of gene trees to test species status and processes". *Mol. Ecol.* 10, 779-791.
- Vaillant, S. 1718. *Sermo de structura florum, horum differentia, ususque partium eos constitutientium* Leiden [Lugduni Batavorum]: apud Petrum Vander.
- Van Wyhe, J. (ed.) 2002. *The Complete Work of Charles Darwin Online* [<http://darwin-online.org.uk/>]
- Velimäki, S., Myllys, L., Halonen, P., Goward, T. & Ahti, T. 2009. "Molecular data show that *Bryoria fremontii* and *B. tortuosa* (Parmeliaceae) are conspecific". *Lichenologist* 41, 231-242.
- Vieites, D. R., Wollenberg, K. C., Andreone, F., Köhler, J., Glaw, F. & Vences, M. 2009. "Vast underestimation of Madagascar's biodiversity evidenced by an integrative amphibian inventory". *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106, 8267-8272.
- Vondrák, J., Říha, P., Arup, U. & Søchting, U. 2009. "The taxonomy of the *Caloplaca citrina* group (Teloschistaceae) in the Black Sea region; with contributions to the cryptic species concept in lichenology". *Lichenologist* 41, 571-604.
- Wallace, A. 1858. *On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely From the Original Type*. London, Linnean Society of London.
- Wang, H. Y., Lumbsch, H. T., Guo, S. Y., Huang, M. R. & Wei, J. C. 2010. "Ascomycetes have faster evolutionary rates and larger species diversity than basidiomycetes". *Science China, Life Sci.* 53, 1163-1169.
- Wedin, M., Westberg, M., Crewe, A. T., Tehler, A. & Purvis, O. W. 2009. "Species delimitation and evolution of metal bioaccumulation in the lichenized *Acarospora smaragdula* (Ascomycota, Fungi) complex". *Cladistics* 25, 161-172.
- Whittaker, R. H. & Margulis, L. 1978. "Protist classification and the kingdoms of organisms". *Biosystems* 10, 3-18.
- Wiley, E. O. 1978. "The evolutionary species concept reconsidered". *Syst. Zool.* 27, 17-26.
- Wirtz, N., Printzen, C. & Lumbsch, H. T. 2008. "The delimitation of Antarctic and bipolar species of neuropogonoid *Usnea* (Ascomycota, Lecanorales): a cohesion approach of species recognition for the *Usnea perpusilla* complex". *Mycol. Res.* 112, 472-484.
- Wollaston, A. F. R. 1921. *Life of Alfred Newton: late Professor of Comparative Anatomy. Cambridge University 1866-1907 [with a Preface by Sir Archibald Geikie]*. New York, OM. Dutton.
- Yang, Z. & Rannala, B. 2010. "Bayesian species delimitation using multilocus sequence data". *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107, 9264-9269.

CONTESTACIÓN
DEL
EXCMO. SR. D.
FRANCISCO GARCÍA NOVO

...whilst this planet has gone cycling
on according to the fixed law of gravity,
...endless forms most beautiful and most
wonderful have been,
and are being, evolved.

C DARWIN, 1859 *The Origin of species*

Exmo. Sr. Presidente de la Real Academia de Ciencias,
Exmos. Académicos de Ciencias,
Excelentísimos e Ilustrísimos miembros de otras Academias,
colegas naturalistas,
Señoras y Señores.

Es para mí un honor haber sido designado por la Academia para pronunciar el Discurso de Contestación a la Profa. Ana María Crespo de Las Casas que ha titulado el suyo: *El devenir de una ciencia amable y la vigencia de sus objetivos: de Linneo al código de barras de ADN se pasa por Darwin.*

La nueva Académica ha desplegado en su Discurso de Recepción la panorámica de la biología desde su atalaya de liquenóloga, profundizando en el significado de especie, piedra angular de nuestra comprensión de la Naturaleza. Erudición, vastos conocimientos de sistemática, bioquímica o genética puestos al servicio de un grupo biológico complejo y oculto al estudio cuando sólo se disponía de herramientas morfológicas. Siguiendo los avances tecnológicos, la Prof. Crespo ha incorporado pruebas químicas, ensayos de laboratorio, análisis genéticos y con la ayuda de herramientas numéricas ha podido desentrañar afinidades, explicar parentescos y conseguir nuevos argumentos para rehacer la sistemática y los árboles filogenéticos propuestos para los líquenes.

Las actividades de la Academia de Ciencias desde su creación en 1847, han incluido Discursos de Recepción y de Apertura de Curso, Sesiones científicas, Conferencias y la publicación de Actas y Memorias reflejando los avances científicos del momento. Los temas evolutivos fueron inicialmente rechazados en la institución cuya primera respuesta, en 1860, casi inmediata al *Origen de las especies de Darwin* (1859), fue el Discurso de Recepción del botánico Miguel Colmeiro titulado *Estabilidad de las es-*

pecies vegetales (Memorias, 1861), negando sus transformaciones. En el Discurso de Contestación, Mariano de la Paz y Graells argumenta el fijismo señalando *...la indudable identidad de la fauna contemporánea y la observada antiguamente por el hombre* afirmando solemnemente: *Desde el último diluvio, ningún tipo nuevo de organismo (Memorias, 1861)*.

El paleontólogo Justo Egozque y Cía en su Discurso de Recepción *Conceptos y límites naturales de la especie en el mundo orgánico* leído en 1893, analiza la escuela positiva que defendía el fijismo enfrentándola a las evidencias de las escuelas darwinista y lamarckista. Joaquín María Castellarnau Lleopard ingresará en la Academia en 1922. Mucho antes (Castellarnau, 1880) había defendido la teoría evolucionista como *la más feliz y luminosa* de las Ciencias Naturales. Cambiaba la percepción científica y se abre paso la evolución. García Novo (2007) ha rastreado las primeras contribuciones ecológicas y evolutivas en la Academia que paulatinamente incorporan las ideas de Darwin celebrando en 1982 el ciclo de conferencias *Conmemoración del Centenario de Darwin*.

En la numerosa colección de publicaciones de la Academia, escasean los trabajos sobre los líquenes y otras criptógamas ya que la mayoría de académicos que cultivaban la Ciencia botánica habían trabajado en plantas fanerógamas.

Miguel Colmeiro, ya mencionado, publica *Enumeración de las Criptógamas de España y Portugal* en 1868 en los volúmenes 17 y 18 de la *Revista de los Progresos de las Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, una importante contribución a la alta divulgación científica a cargo de la Academia de Ciencias. Puede señalarse a Romualdo González Fragoso que en 1922 presenta la monografía sobre hongos titulada *Catálogo sistemático de las Hifales de la Flora Española*, que recibirá el Premio de la Academia, apareciendo publicada en 1927 en las *Memorias de la Academia*. En 1931 la monografía *Enumeración y distribución geográfica de los Esferopsidales conocidas en la Península Ibérica y de las Islas Baleares familia Esferopsidáceas*, presentada por Luis María Unamuno es premiada por la Academia siendo publicada en 1933 en las *Memorias, Serie de Ciencias Naturales*. El mismo autor verá premiado en 1935 su trabajo *Enumeración y distribución geográfica de los Ascomicetos conocidos en la Península Ibérica y de las Islas Baleares* que aparece publicado en las *Memorias* en 1941. En 1943 su Discurso de Recepción versará sobre *Algunas aplicaciones de la Micología a diversas ramas de la Ciencia de la Industria*.

Las fermentaciones habían atraído la atención de los académicos desde los inicios apareciendo en 1859 *De la fermentación alcohólica del zumo de uva* de Magín Bonet y Bonfill monografía premiada por la Academia (*Memorias*, III 2º Parte). Bonet ingresaría en la Academia en 1868. En 1927 el Académico Obdulio Fernández dedica el Discurso de Apertura de Curso a *Las industrias de la Fermentación en España*. Florencio Bustinza Lachiondo titula su Discurso de Recepción en 1962 *En la era antibiótica*, presentando los hallazgos de Alexander Fleming, del que era profundo admirador, y añadiendo sus propias investigaciones en antibióticos de origen liquénico.

El Discurso de la Profa. Crespo viene a llenar un vacío en la bibliografía de la Academia y el estudio de los líquenes una parcela científica hasta ahora sin atender.

La pregunta que surge es ¿cómo ha surgido su vocación? ¿Por qué se ha dedicado a un grupo difícil que en España estaba casi abandonado por la ciencia oficial? Su temprana elección le ha permitido mostrar ahora una enviable madurez investigadora en la Cátedra de Botánica que ocupa en la Facultad de Farmacia de la Universidad Complutense. Repasaré algunos puntos de su biografía para responder a las cuestiones planteadas.

Una personalidad atractiva

La Profa. Crespo nació en Tenerife en 1948, de madre palmera y padre leonés siendo la segunda de una numerosa familia de nueve hermanos. Estudió en el Colegio de la Asunción de Santa Cruz de Tenerife y atraída por la naturaleza practicaba el dibujo y la observación de plantas y animales. Se traslada a Madrid para estudiar Ciencias Biológicas en la Universidad Complutense en 1966, finalizando la licenciatura en 1970.

Fernando González Bernáldez, más tarde Catedrático de Ecología en Sevilla, era su profesor de Edafología y le propuso estudiar los líquenes y realizar en el CSIC una tesis sobre su comportamiento en los suelos. Quizá este mensaje caló hondo en la joven bióloga. Otros profesores y alumnos de la Facultad han configurado su vocación, en especial su compañero Santiago Castroviejo, excelente botánico y miembro de esta Academia fallecido recientemente. La Dra. Crespo evoca en el Discurso la larga amistad, la colaboración en el trabajo de campo o de gabinete y las discusiones que man-

tenían sobre el significado de especie, unidad descriptiva de la Biología. El Prof. Castroviejo dedicó en 2004 su Discurso de Recepción *De familias, géneros y especies: la eterna búsqueda de la estabilidad en la clasificación biológica* a desentrañar la interpretación de la especie biológica. La Academia le dedicó el 25 de Noviembre de 2009 una Sesión Necrológica (*Homenaje 2010*) donde la Profa. Crespo recordó su talante abierto y su entusiasmo por la naturaleza.

La futura Académica en sus años de facultad, era activa en la política y en la biología. El final de la dictadura del General Franco fue convulso en la Universidad madrileña, donde las nuevas generaciones pugnaban por instaurar una sociedad democrática. Asambleas, manifestaciones, detenciones, vigilancia y presión de los “grises”, colaboración con juntas de centro y de distrito, formaban a la vez el paisaje y la formación política acelerada del alumnado. Las reuniones clandestinas con el sabor del secreto y el acicate de la lucha política, atraían a la activa universitaria y la ponían en contacto con los grupos que una década más tarde articularían la naciente democracia.

La bióloga amante del campo, aprovechaba las oportunidades para explorar nuevos territorios, buscar líquenes y herborizar, en compañía de su novio el economista José Ramón Ruiz Ruiz, a bordo del infatigable 600. La pareja se casó en 1970.

La Cuesta de Moyano era entonces una mina de libros interesantes en sus casetas bohemias a espaldas del Jardín Botánico y la estudiante Ana Crespo no perdía la oportunidad. En su discurso recuerda su ejemplar de *El Origen de las especies* comprado allí en 1968. Publicado en 2 volúmenes por Ediciones Ibéricas en 1963, está precedido por la autobiografía de Darwin. Yo lo había adquirido también y creo que su aparición contribuyó a crear una generación de evolucionistas en un ambiente académico que reducía la biología a una taxonomía replegada sobre sí misma.

La bióloga se inicia en la botánica (y en los líquenes) de la mano del Prof. Salvador Rivas Martínez, antiguo Académico de número de esta casa, hoy Supernumerario, apareciendo su primera publicación (Crespo 1973) titulada *Composición florística de la costra de líquenes del Herniario-Teucrietum pumili de la provincia de Madrid*. El tema de las costras y su vegetación criptógama era importante y ha seguido siendo objeto de atención por botánicos, fisiólogos y ecólogos.

Prepara su Tesis Doctoral y realiza una estancia en el Naturkundemuseum de Kassel, bajo la dirección del Prof. G. Follmann. Defenderá en 1973 en la Universidad Complutense la memoria de Tesis titulada *Contribución al conocimiento de la flora y vegetación de los líquenes epífitos de la Sierra del Guadarrama*. Para la nueva doctora, representó la entrada en la profesión científica y la toma de contacto con el grupo de organismos que no abandonará.

La primera etapa, dentro de la liquenología tradicional, le sirve para ampliar las áreas de distribución, encontrar especies nuevas, empezar el análisis de familias problemáticas e iniciar el tema innovador de las asociaciones de especies en nuestros climas mediterráneos. Tras un paréntesis botánico muy largo, de medio siglo, sus publicaciones recuperan en España el interés por los líquenes y le permiten obtener la Cátedra de Botánica de Farmacia en la Complutense en 1983.

Casi en el mismo año (en 1984) dará un giro a su actividad, motivado por su deseo de impulsar el cambio pendiente en las obsoletas estructuras de gestión de la investigación. Juan Manuel Rojo Alaminos, reciente Académico electo de esta Casa, la invita en 1983 a ser coordinadora de la Biología de Organismos y Sistemas, en la Comisión Asesora de Investigación Científica y Tecnológica (CAICYT). Como Secretario de Estado de Universidades e Investigación la nombrará en 1986 Directora General del Gabinete y más tarde de Universidades. En una labor tan necesaria como mal acogida por la comunidad investigadora, siempre conservadora, llevan a cabo la normalización de los sistemas de evaluación y financiación de la ciencia y la elaboración temática del Primer Plan Nacional, el diseño e implantación de la evaluación de la actividad investigadora del profesorado universitario y del CSIC mediante el diseño y constitución de la CNEAI (Comisión Nacional Evaluadora de la Actividad Investigadora). Gracias a estos pasos pioneros la investigación encuentra un camino en la Administración. Se constituye como un objetivo generalizado del profesorado universitario, iniciando un movimiento ascendente que con los años ha ganado momento, elevando la producción y calidad de las publicaciones y de los grupos científicos españoles.

Una década dedicada a la actualización del sistema de la Ciencia, tuvo como secuela el alejamiento de su actividad científica, que en el intervalo había desarrollado nuevos métodos moleculares de reconocimiento taxonómico. En 1993 la Profa. Crespo abandona la política para reintegrarse

a la Universidad comenzando por la innovación tecnológica, asistiendo a cursos de genética molecular del departamento de Genética de la Facultad de Biología de la Complutense y posteriormente trabajando como Profesor visitante en el International Mycological Institute (IMI) en el Reino Unido desde 1995 hasta finales de 1996. Adquirido el nuevo arsenal metodológico lo aplica a los líquenes presentando sus resultados internacionalmente con éxito, renovando genealogías y taxonomía de géneros y familias de líquenes, como las Parmeliáceas.

Desde la cátedra ha impulsado un fuerte grupo de investigación internacional denominado SYSTEMOL con sede en la Universidad Complutense dedicado a la sistemática molecular de hongos y plantas. Pionera en el estudio de las criptoespecies y las especies hermanas ha planteado hipótesis originales sobre su origen y significado y su importancia en la gestión de la diversidad y la conservación. Actualmente colabora en el gran proyecto internacional de biodiversidad DNA-Barcoding que aspira a disponer de un identificador molecular riguroso para identificar con una pequeña muestra, a cualquier organismo planetario.

Persiguiendo nuevas especies sus campañas de prospección la han llevado a recorrer la península y sus sistemas montañosos y grandes áreas de particular interés de Marruecos, Kenya, Sudáfrica, cordillera andina de Perú, California, Yunnan en China, Japón y Australia.

Es autora de más de 120 contribuciones científicas entre artículos y libros y actualmente publica un promedio de 10 artículos por año en revistas internacionales de prestigio como *Molecular Biology and Evolution*, *Plant Systematics and Evolution*, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *Taxon*, *Systematics and Biodiversity*, *American Journal of Botany*, *Fungal Diversity*, *Mycological Research*, *Mycologia*, o *Lichenologist*. Ha dirigido 10 Tesis Doctorales y ha sido invitada a impartir conferencias o seminarios en centros de investigación de España, Alemania, Suecia, Italia, Estados Unidos, Perú y Japón.

Los géneros *Cresponea*, *Cresporaphis*, *Crespoa* y siete especies nuevas de líquenes y plantas vasculares, le han sido dedicados por sus autores. Desde 2005 es Investigador asociado del Field Museum de Chicago. Ha presidido la Sociedad Española de Lichenología desde 1998 a 2003, y fue miembro electo del Consejo (Council) de la International Association for Lichenology de 2008 a 2011, es desde 2011 Miembro electo del Council de la International

Association for Plant Taxonomy. Fue Coordinadora General de la CNEAI española para la evaluación científica de 2005 a 2008 donde había sido vocal y presidenta del comité evaluador de Biología organísmica y geología del 2003 al 2005.

Su dedicación científica no le impide participar en seminarios, conferencias de divulgación o contribuir a la prensa con artículos sobre enseñanza, investigación o para dar a conocer temas científicos novedosos.

Como científica, la recompensa más significativa que ha recibido ha sido la concesión de la Medalla Acharius en 2012. Fue creada por la Academia Sueca recordando a Erik Acharius (1757-1819), discípulo de Linneo y padre de la liquenología y se entrega en los Congresos de la Asociación Internacional de Líquenología (IAL), otorgándose bisanualmente dos. Supone el máximo reconocimiento internacional y nunca se había concedido a un investigador español. La Dra. Crespo la ha recibido en el 7º Congreso de Líquenología celebrado en Bangkok en Enero de 2012.

Ha sido elegida en 2006 Académica Correspondiente de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales y en 2010, ha sido electa Académica Numeraria, cuya Medalla nº 43 le ha sido impuesta en esta Solemne Sesión.

Para terminar esta breve semblanza resta destacar su capacidad de trabajo, su entusiasmo (que ha quedado patente en el Discurso) y su actitud positiva, desinteresada, que trata de impulsar proyectos, ayudar en los trabajos, sugerir experimentos o señalar pistas en la bibliografía. Estos rasgos explican las numerosas colaboraciones, su prestigio entre los liquenólogos mundiales y la solidez y producción científica de su equipo de investigación.

El Discurso

La Académica Crespo de Las Casas anticipa en el título de su Discurso que va a recorrer el significado de especie apoyándolo en dos grandes pilares: el *Systema Naturae* de Carl Linneo (1707-1778) y *The origin of Species* de Charles Darwin (1809-1882) analizando sus obras y la repercusión de las mismas en el ámbito científico y taxonómico en particular, presentando la punta de lanza de la taxonomía con el proyecto de código

de barras del ADN como identificador global de la biodiversidad. Discurso ameno para un tema complejo.

Acertadamente se presenta el esfuerzo linneano como un intento racionalista extremo de tomar posesión de cuanto ofrece el planeta dándole nombre, creando el *Systema Naturae per Regna Tria Naturae*. Ambición desmesurada para la época que carecía de bases científicas suficientes y donde las expediciones sólo habían alcanzado una parte de los océanos y continentes.

La primera versión, una sinopsis de 11 páginas, aparece en 1735 y progresivamente gana en extensión hasta las 3000 páginas de la decimotercera. La décima edición, de 1758, obra madura donde generaliza a los animales el sistema binomial, se toma como referencia. *Systema naturae, sive regna tria naturae systematice proposita per secundum classes, ordines, genera, & species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*, evoca para la naturaleza a la *Encyclopédie, Ou Dictionnaire Raisonné Des Sciences, Des Arts Et Des Métiers*, de Diderot y D'Alembert que se publica desde 1751 a 1780. La razón organiza el conocimiento del mundo natural y del mundo social, catalogándolo, haciéndolo comprensible.

Linneo poseía una sólida formación naturalista y realiza expediciones a territorios científicamente desconocidos de Suecia como Laponia, cuyo retrato en campaña vestido como un sami lapón, preside el Salón de la Academia de Ciencias de Suecia de la que fue cofundador y primer Presidente en 1738. En la Universidad de Uppsala contaba con extensas colecciones y herbarios. Además desarrolló una red mundial de correspondientes, como José Celestino Mutis que desde Colombia le facilitaba colecciones (y láminas) de la flora tropical americana que venía descubriendo. Otras obras de Linneo de carácter botánico adquieren gran importancia como *Species Plantarum*, aparecida en 1753 que se considera punto de partida de la taxonomía vegetal moderna.

En su clasificación, a las plantas sin flores aparentes (ocultas) las denomina criptógamas creando un heterogéneo conjunto que reúne líquenes, hongos, algas, helechos y otros vegetales muy diferentes. En sucesivas ediciones el grupo criptogámico se desmembra, pero líquenes y algas necesitarían el esfuerzo de su discípulo, Erik Acharius, para interpretarlos y abordar su taxonomía.

El método linneano de identificar caracteres estables que permitan separar grupos por sucesivos niveles de división en especies, géneros, ór-

denes y clases, aplicado a todos los organismos, representó un paso fundamental, primero en las plantas y más tarde en los animales. Como indica la Profa. Crespo, la selección de caracteres florales interpretados como órganos reproductores ofreció un método excelente y situó a las plantas en otra perspectiva. Sin embargo los resultados eran heterogéneos, creando grupos más coherentes en animales que en plantas y dentro de estas muy variables con cada clase. La ventaja de la nueva taxonomía binaria era indudable, facilitando identificaciones precisas y con ellas la creación de floras y faunas o la descripción segura de especies nuevas. Pero a la vez dejaba en la oscuridad aquellos grupos cuyos caracteres morfológicas eran menos patentes o estables.

A medida que multiplica las descripciones, Linneo vacila y modifica sus grupos anteriores, mejorando las clasificaciones y por ese motivo las sucesivas ediciones del *Systema Naturae* llevan como subtítulo *reformata, enmendata*. El autor percibe que sus métodos para separar grupos de plantas basados en caracteres florales, no son igualmente aplicables al vasto conjunto de la flora y el concepto de especie necesita reelaboración.

Al desarrollar su obra y difundirse mundialmente surgen cuestiones de mayor calado: la semejanza entre especies ¿entrañaba parentesco? ¿Cuál podría ser el mecanismo? Inicialmente Linneo postula que las especies, de origen divino, eran invariables: *Species tot sunt, quot diversas formas ab initio produxit Infinitus Ens*. Pero resultaba teológicamente inabordable la obsesión divina con algunos grupos multiplicando las especies con leves diferencias, como sucede en dípteros, coleópteros o compuestas, dejando otros apenas representados. El reconocimiento morfológico de las especies se hacía casi imposible en algunos géneros cuyas caracteres variaban imperceptiblemente como *Hieracium* o con muchas formas híbridas como *Salix*. Los híbridos naturales y artificiales establecían “puentes” y al final de su fecunda vida, Linneo aceptó finalmente el parentesco entre las especies del género, reservando para estos el movimiento creador.

Una vez ordenado y etiquetado el mundo viviente, la cuestión que el sistema linneano deja planteada era el reconocimiento del parentesco, el paso de unas formas a otras en plantas y animales. George Cuvier (1769-1832) llamará la atención sobre la anatomía de los animales que obedece a patrones reconocibles, relacionados con el modo de vida, el medio y la alimentación. Interpreta la morfología a la luz de los agentes de medio físico y las otras especies que entran en relación. Casi cualquier órgano permite

identificar al animal, a su especie morfológica, lo que no sucede en las plantas donde sólo algunos órganos como flores y frutos, permiten la identificación exacta.

Con un profundo conocimiento de la botánica y la zoología, Jean Baptiste Lamarck (1744-1829) plantea el acoplamiento al medio, la adaptación, como motor dinámico, incorporando el concepto de cambio adaptativo de las especies. El fijismo de Cuvier relega su aportación, pero acabará por encontrar una nueva presentación y el apoyo de un mecanismo plausible con el *Origen de las Especies*.

Desde la aparición de la obra de Darwin en 1859, las especies representan el resultado de un proceso histórico de divergencia, selección y extinción originado en el azar y filtrado por la supervivencia que rehace la Biosfera cambiando los actores en cada intervalo.

Como elegantemente describe la Profa. Crespo, la especie morfológica linneana pasa a ser especie evolutiva. Sus caracteres son fruto de la selección y muestran parentesco e innovación en una proporción variable con los avatares de cada grupo. Explicaba la evolución las dificultades del método de Linneo para fijar un conjunto cerrado de caracteres suficientes para clasificar toda la variedad biológica. Dará cuenta de los cambios perceptibles en las floras y faunas que la paleontología muestra y con el movimiento de placas litosféricas y cambio de los climas, el reparto geográfico de las formas biológicas.

Los esfuerzos de los taxónomos se reorientarán desde entonces para interpretar parentescos y establecer grupos taxonómicos basado en “linajes naturales”, de base evolutiva, aunque hasta disponer del código genético y la posibilidad de comparar los genomas, fue difícil asentar las filogenias en bases sólidas. La Profa. Crespo, situada durante décadas en la frontera de la taxonomía genética, ha seguido impulsado el proceso, persiguiendo el devenir evolutivo. Con ayuda de pruebas genéticas ha descubierto que en los clados de los líquenes pueden aparecer y desaparecer los caracteres varias veces y repetirse en líneas paralelas sin que se encuentren emparentadas. O converger en morfologías engañosamente iguales desde órganos inicialmente diferentes.

Los cambios en la taxonomía tradicional de los grupos) van descubriendo, como en un juego policíaco, las etapas de la evolución y los pro-

tagonistas, en su mayoría extinguidos, que sirvieron de camino hasta las especies vivientes, como en los líquenes Parmeliáceos un grupo monofilético cuya taxonomía ha rehecho la Profa. Crespo con sus importantes aportaciones. La descripción del proceso histórico es un objetivo que consolidará la naturaleza de los grupos biológicos y su parentesco, terminando en los hongos con problemas como la existencia de varios nombres para la misma entidad (anamorfos) según haya sido su descripción en uno u otro tipo de reproducción, o se haya desarrollado en unas u otras circunstancias.

El análisis genético abre el espacio amplio de las especies crípticas que evidencian las limitaciones de los métodos morfológicos y cuestionan, de nuevo, el significado de especie.

Protistas, animales o plantas, han acumulado tantos cambios acercándose a un medio y un entorno definido que el significado de especie no es común. En protistas el pequeño tamaño marca las relaciones con el entorno y las posibilidades espaciales, ofreciendo por unidad de masa una gran superficie de contacto con el exterior y una masa tan reducida que multiplica los mecanismos de dispersión pasiva. Los animales son organismos muy integrados gracias a la circulación de fluidos que transportan agua, nutrientes, hormonas y todo tipo de señales bioquímicas poseyendo diferenciaciones muy sofisticadas de sus órganos siguiendo un plan orgánico coherente extendido a todo el organismo. Las plantas vasculares responden a un número corto de órganos que se repiten en el espacio o suceden en el tiempo, con patrones organizativos difícilmente reconocibles pero demostrables a nivel subindividual (Herrera, 2009).

Hay otros rasgos de las comunidades que la evolución ha descubierto: la continua variación temporal de las poblaciones y el desarrollo de vínculos estrechos entre pares o grupos de especies.

Cada polinización o fecundación, cada emergencia de esporas o semillas, cada supervivencia de un número reducido de plántulas, de larvas, de juveniles, impulsa la evolución y retoca, levemente, la generación $t+1$, será algo distinta de la t , que ya difería de la $t-1$.

Panta rhei, las líneas filéticas se comportan como los ríos de Heráclito, como las placas litosféricas o las concentraciones de gases de la atmósfera, siempre cambiantes. El devenir evolutivo tiene lugar sobre un marco planetario que lo hace derivar sutilmente o lo enfrenta a cataclismos

que extinguen en pocos años buena parte de los grupos biológicos. El Río de la Vida, alimentado por la energía y enriquecido por la evolución, fluye en nuestro planeta alternando remansos de diversificación con tramos de rápidos y saltos violentos que extinguen a una parte de sus especies.

Esta realidad dinámica todavía no se ha incorporado con plenitud al estudio de floras, faunas o ecosistemas. Solamente cuando la evidencia de cambio se impone, el paradigma dinámico toma cuerpo. En la actualidad es el caso del cambio climático que al modificar los límites biogeográficos rehace las diversidades por ejemplo en las cumbres montañosas o las latitudes elevadas cuyos climas han suavizado sus temperaturas mínimas permitiendo la invasión de organismos desde latitudes o altitudes inferiores.

El ensayo es continuo, y como ya Darwin observaba, casi cualquier especie podría reproducirse hasta cubrir la Tierra siendo favorables las condiciones. El retoque genético, el intercambio, la colonización, son tan propias de las especies como sus caracteres morfológicos y fisiológicos. La selección actúa constantemente, pero sin dirección. La acumulación de episodios puede marcar finalmente una tendencia resultante, pero no existiendo plan, cada población interactuando con su entorno soporta su microselección que la hace derivar alejándose de otras y, si el aislamiento lo permite, la conduce a una entidad diferente pudiendo desembocar en microespecie. Las poblaciones disyuntas necesitan tiempo y aislamiento para consolidar el cambio y derivar, pero en condiciones apropiadas lo harán aunque no sea patente el cambio morfológico. La Profa. Crespo ha documentado la aparición de líquenes de microespecies que se encuentran igualmente en todos los grupos estudiados, artrópodos, moluscos y otros invertebrados, peces, anfibios, reptiles, aves y plantas vasculares. La variación encontrada en los microorganismos ha forzado a los biólogos moleculares al abandono del concepto de especie morfológica refiriéndose a sus cultivos por siglas que destacan ciertos rasgos fisiológicos.

Ni la especie morfológica ni la especie evolutiva bastan para recoger la definición de las formas vivas.

Los organismos están, estamos, enlazados en red. La vida de los individuos, el mantenimiento de las poblaciones, la existencia de comunidades, se desenvuelve en interacción con el medio externo y con otros organismos. La evolución se ha producido dentro de redes que se han ido modificando a la vez que los organismos de sus nodos. Los líquenes, es-

trecha asociación de hongos con algunas algas, son el ejemplo arquetípico de asociación, favorable para ambos componentes que suele denominarse simbiosis. El término, que es antiguo, fue introducido por el micólogo Heinrich Antón de Bary en 1869.

Para asomarse a la trama de relaciones biológicas, se pueden utilizar ejemplos tomados de los hongos, grupo de origen remoto, del que posiblemente se hayan segregado los animales, las algas y las plantas verdes. Los humanos, nuestras cosechas y ganados, los animales domésticos, nuestras viviendas, hemos vivido con los hongos desde nuestro origen, estableciendo relaciones buenas, relaciones malas o ausencia de relación. Pero los hongos siempre han formado una parte importante de la red ecológica que conecta la biosfera.

Los hongos: parte visible de una red invisible

El grupo de los hongos, incluyendo líquenes y levaduras¹, ha causado perplejidad a los botánicos y naturalistas desde el origen de estas ciencias. Variedad extrema de morfología, originalidad química, moléculas compartidas con plantas o animales, presencia muy amplia en medios acuáticos y terrestres, áridos y húmedos. Asociación frecuente con otros organismos a los que favorecen (promoviendo el crecimiento o la protección) o a los que parasitan y relación íntima con plantas vasculares en las micorrizas o con algas formando los líquenes.

Los naturalistas identificaron pronto las esporas sospechando su papel, pero es difícil hacerlas germinar. Y el resultado son sólo unos delgados filamentos, las hifas. Al microscopio aparecen como tubos incoloros de paredes finas o reforzadas y en algunos grupos, con presencia de tabiques perforados o septos y formación de abultamientos característicos, la fíbula, que conectan células adyacentes y ramificaciones con diversa morfología. Con células conidiógenas, especializadas en la reproducción asexual o la formación de agregados que permiten la formación de conidiomas, ascomas o basidiomas de una morfología rica. La trama y naturaleza de las hifas, su geometría, su contenido y coloración, junto al estudio de las esporas y las estructuras donde se forman, han permitido la clasificación morfológica de los hongos, un grupo numeroso de organismos con más de 300.000 especies

¹Actualmente se considera que los antiguos Ficomictos pertenecen a un reino diferente. *Chromista*.

conocidas y al menos otra millón esperando ser descritas. Los avances recientes de la química molecular y la genética que tan atractivamente ha puesto de manifiesto en su discurso la Profa. Crespo han permitido interpretar las relaciones evolutivas entre los grupos y con los otros reinos que comparten la biodiversidad natural.

Las hifas se reconocen en el suelo rodeando la base de los basidiocarpos como, las setas, al que comunican con el entorno. Las hifas están formadas por células alargadas envueltas en una pared quitinosa, un rasgo que las relaciona con los artrópodos frente a la celulosa que es el polímero dominante en las paredes celulares de las plantas y de los Oomicetos del Reino Chromista. La finura de las hifas (promedio de 5μ) es mucho mayor que la de raíces y tampoco se disponen en una gradación de tamaños creciente desde la periferia a la base del sombrerillo. Cuesta sospechar que esta fina red casi inaparente, el micelio, forma el cuerpo principal del hongo siendo capaz de movilizar en horas o días la gran cantidad de proteínas y polisacáridos que construirán la fructificación.

Las hifas crecen apicalmente explorando nuevo sustrato, del que extraen agua y nutrientes. Alcanzado un tamaño se producen ramificaciones laterales en las dos dimensiones y a medida que la red tridimensional progresiva se ajusta a la densidad de recursos nutritivos disponibles haciéndose más densa en los entornos favorables. El micelio vegetativo es menos regulado que en los sistemas radiculares y se distribuye de modo oportunista “a la demanda” de los recursos. En la masa micelar se formarán eventualmente los gametangios y cuerpos fructíferos donde tendrá lugar la formación de esporas sexuales cuya dispersión garantizará la supervivencia de la población. Pueden encontrarse otros papeles ecológicos para las hifas como la formación de haustorios, estructuras especializadas para la absorción de nutrientes de células vegetales vivas. O formar “trampas” para nematodos capaces de pegar o atrapar a estos pequeños gusanos para penetrarlos posteriormente y consumir sus tejidos, como en los géneros *Arthrobotrys*, *Dactylaria*, *Dactylella* y *Harposporium*. Parece generalizada la presencia de micelio fúngicos en los tejidos de plantas superiores herbáceas, una asociación endofítica aparentemente beneficiosa para planta y hongo.

La red de hifas permanece oculta a la vista no sólo por ser subterránea sino porque es poco aparente, variable en el tiempo y agregada en el espacio. Una red de conexiones que tiene semejanza con las informáticas, donde finos hilos de fibra de vidrio transmiten impulsos. Las hifas soportan redes

funcionales muy estructuradas capaces de movilizar moléculas ricas en energía, aminoácidos y péptidos y moléculas de metabolismo secundario que suponen un amplio código de señales. Con las estaciones o durante las fases favorables, la red fúngica se multiplica y crea sorprendentes “terminales”, como las setas, que sirven para la reproducción sexual y la liberación masiva de esporas.

En contacto con la atmósfera la parte de las hifas concentra las ceras y lípidos y una singular familia de proteínas ricas en cisteína, la hidrofobinas, presentes en Ascomicetes y Basidiomicetes en la pared de las esporas y en los conidios. El papel de estas moléculas hidrofóbicas puede ser la protección frente a la desecación, existiendo en bacterias y Actinomicetes cubiertas protectoras comparables. En las esporas, la cubierta hidrófoba garantiza la no hidratación facilitando la dispersión aérea. Las hidrofobinas se organizan en capas monomoleculares en las interfaces hidrófilas/hidrófobas y parecen tener un importante papel en el tráfico de señales desde el exterior y la entrada de sustancias lipídicas a las hifas. Los hongos acuáticos o de medios húmedos y las levaduras carecen de hidrofobinas, lo que refuerza su significado ecológico. Pero no es el único: el recubrimiento de las esporas por hidrofobinas, que no inducen respuesta antigénica, favorece la deposición de esporas en un organismo sin respuesta de su sistema inmunitario (Aimanianda y Latge, 2010).

Las esporas son diminutos órganos portadores de la información genética y resistentes al ambiente hostil. Cápsulas del tiempo de tamaño sorprendentemente pequeño y un peso tan reducido que pueden dispersarse por la atmósfera como polvo orgánico. Un polvo informatizado donde permanece codificada la posibilidad de formar nuevas redes y en ellas rehacer el procesado de señales, con instrucciones para el inicio, desarrollo y conexiónado de la red. Necesitan las esporas contar con un blindaje para defenderlas de la sequedad, el frío o el calor, manteniendo a la vez un sensor que informe de las condiciones ambientales favorables o adversas. La exigencia de condiciones implica mayor dificultad para encontrarlas y solo el azar es capaz de ofrecer un futuro al germen de vida. La baja probabilidad de éxito ha sido resuelta con su producción masiva que multiplica los esporangios y en ellos la producción de múltiples esporas.

Los hongos y sus fructificaciones, son la interfaz temporal, la puerta al futuro. Constituyen la opción para trasladar el banco de la información reunida hasta el presente y subirla a la flecha del tiempo hasta insertarla en el porvenir dibujando otra trama de vida.

El micelio, las hifas funcionales, son la interfaz espacial, la trama del presente. Constituye la arquitectura ecológica que intercambia señales y materiales con el medio y los seres vivos, que regula los nuevos volúmenes de suelo o troncos de poblaciones a explorar abandonando los agotados o peligrosos. Que ahonda en el presente buscando recursos y es capaz de concentrarlos en puntos estratégicos preparando la fructificación para vencer al tiempo.

Este juego en el espacio y el tiempo se ha mantenido mientras la dinámica de la corteza terrestre abría océanos y rehacía continentes que el clima manipulaba diferenciando pequeñas teselas ambientales que a su vez sirvieron de marco evolutivo. Porque los antiguos hongos han ensayado estrategias de supervivencia en casi todos los ambientes jugando siempre la opción descomponedora, reciclando la materia orgánica que otros grupos hayan sintetizado, degradando moléculas hasta fragmentos simples y aprovechando la energía liberada. Los animales y muchos microorganismos comparten la estrategia descomponedora con matices: los animales activamente se desplazan hacia sus recursos tróficos o los filtran y seleccionan. Los detectan y consumen internamente empleando un considerable presupuesto energético en el movimiento. Los microorganismos degradan materia orgánica externa transportando al interior agua, materiales energéticos y moléculas necesarias para sus síntesis orgánicas, fiando al transporte pasivo la localización junto al recurso.

Los hongos han asimilado a los grupos biológicos nuevos que la evolución ha insertado en la biosfera. Cada paso ha supuesto una oportunidad: los restos y residuos animales, la aparición de la vegetación terrestre, el desarrollo de formas leñosas, la irrupción de las flores y sus insectos polinizadores. Con los nuevos organismos, los hongos han renovado sus tratados biológicos, unos coronados por el éxito, cerrando tramas amistosas, mutualistas. Otros han sido antagonistas, iniciando confrontaciones que pueden extenderse durante millones de años.

Con el tiempo, nuevos actores y nuevas relaciones cambian a las anteriores y toda la biosfera se retoca cada día por procesos azarosos o selectivos, modificando el juego de la evolución. Como expresaba el limnólogo Glenn Evelyn Hutchinson en el título de uno de sus libros: *The Ecological Theater and the Evolutionary Play* (1965).

Las tramas ecológicas que conectan a los hongos y su entorno, no son directamente perceptibles. Aquí y allá surge la evidencia de una

levadura en el nectario de una flor, un tronco de árbol recubierto de líquenes o con una masa adosada, una raíz con pequeñas ramificaciones gruesas de micorrizas, un anillo de setas que en la parte enterrada dejan entrever tenues hifas blancas. Este universo de relaciones que escapa a nuestra observación sensible mantiene buena parte de las actividades edáficas y con ellas el funcionamiento de vegetación y cultivos, de la flora y la fauna. La red material de sus micelios permite visualizar algunas propiedades de las tramas ecológicas.

Las tramas ecológicas

La evidencia genética muestra que los hongos han aparecido con mucha antelación a las algas y a las plantas superiores o los animales terrestres con episodios de diversificación sincrónicos a los de expansión vegetal, como nos recuerda la Profa. Crespo. Con la emergencia de las algas fotosintéticas, el proceso se intensifica, ya que si bien en su mayoría ocupan la columna de agua su producción neta queda disponible como detritos accesibles a descomponedores. La conquista de la tierra firme, se hizo posible por la pantalla de la ozonosfera a la radiación UV, al elevarse la concentración de oxígeno atmosférico y gradualmente hacen su aparición los vegetales terrestres capaces de soportar la escasa humedad del aire extrayendo del sustrato agua y nutrientes y aprovechando la radiación fotosintética sobre los continentes. La acumulación de la nueva cosecha de materia orgánica impulsó la colonización terrestre de los hongos que simultáneamente establecen contacto con algas y plantas verdes.

La Profa. Crespo ha explicado en su Discurso los pasos que permitieron a algunos grupos de hongos y algas construir líquenes. Se trataba de organismos terrestres enteramente nuevos capaces de soportar la desecación, aprovechar la rehidratación y realizar fotosíntesis durante los pequeños intervalos favorables expandiendo su talo. Alga y hongo mantenían su capacidad para reproducirse por separado y volver a reconstituirse en otro lugar.

Las plantas terrestres evolucionaron primero en criptógamas simples (hepáticas, musgos) después como plantas vasculares, en un medio ambiente favorable formado por suelos en cuyo complejo de cambio existían suficientes reservas minerales y en su matriz, agua gravitacional para abastecer a los rizoides vegetales. Además, existían otros componentes del suelo en

forma de materia orgánica sintetizada y degradada por las algas y las bacterias, que interactuaban con los nuevos organismos. Y estaban presentes levaduras y hongos cuyas hifas exploraban el suelo.

La diferencia morfológica entre la cara superior e inferior de las hepáticas, por ejemplo, sugiere que presentaban una interfaz diferenciada a cada medio: hacia arriba células fotosintéticas y células impermeables frente a la desecación o higroscópicas, capaces de plegar el fronde (como en *Riccia*); hacia abajo, rizoides para la fijación y absorción y defensa, mediante escamas y tejidos resistentes. Y un arsenal químico de moléculas que controlaran la tensión superficial, inhibieran las proteasas y otras encimas de sus agresores y que degradaran moléculas complejas en el entorno para aprovechar sus elementos o sus componentes.

Los tapetes microbianos fotosintéticos de los estromatolitos actuales recuerdan aquel periodo primitivo en la evolución orgánica. Los tapetes están organizados en capas superpuestas con diferentes tipos de microorganismos y su actividad genera ambientes desde saturados de oxígeno hasta reductores; a los microbios y protozoos acompañan ahora gusanos y artrópodos pero en las condiciones iniciales se limitaban a vida microbiana.

Sobre suelos húmedos las hepáticas posiblemente se convirtieron en competidores por la luz de las bacterias fotosintéticas y las algas, poseyendo mayor capacidad organizativa creando tejidos resistentes y creciendo sobre el tapete, privándolo de luz y aprovechando los productos de su lisis, con un carácter mixotrófico. Los tapetes bacterianos pueden crear estructuras estables por la producción de filamentos, pero las hepáticas poseían talos más robustos que se entrelazaban mediante los rizoides creando superficies continuas. Los campos de hepáticas estarían interrumpidos por pies de otros grupos como muscíneas, quizá líquenes, y cuando se desarrollaron, por helechos, licopodios y primitivas plantas vasculares. Las hepáticas estarían asociadas simbóticamente a cianobacterias y hongos en unidades mixotroficas.

La descripción pormenorizada de una primitiva vegetación terrestre evoca la materialización de las tramas de relaciones ecológicas que desembocaron en la creación de órganos duales como las micorrizas y permitieron un mutualismo fructífero base de la expansión vegetal. El conocimiento de estas fases iniciales presenta grandes lagunas y es objeto de controversia, pero la interpretación de alguna evidencia estimula la imaginación.

Desde el Silúrico superior al Devónico superior (420-370M años) se han encontrado en América Europa y África unos grandes fósiles terrestres de aspecto columnar de 4-6 m de altura y 0,5 a 1,30 m de diámetro. La superficie exterior es lisa y en la base no aparecen diferenciaciones como rizoides. Transversalmente suelen presentar capas concéntricas y al microscopio ofrecen variedad de estructuras como hifas, rizoides y ocasionalmente, fragmentos de tejido vascular. La presencia de esporas es escasa y tampoco se descubre en la parte superior un órgano fructífero diferenciado. El análisis químico identifica suberina, quitina y lignina o sus derivados, propios de la vegetación terrestre.

No existía vegetación de porte semejante ni, por supuesto, animales. Los fósiles se denominaron *Prototaxites* por Dawson en 1859 sugiriendo que la estructura vascular apuntaba a los actuales tejos identificándolos como una planta vascular primitiva. Se propusieron otras hipótesis como un alga gigante, un grupo de plantas primitivas o un liquen. Más tarde ganó peso la sugerencia de que se trataba de un enorme talo fúngico (hay ejemplares que alcanzan los 8 m de altura) que ganaba dimensiones para dispersar las esporas con mayor eficiencia. Habría sido el mayor cuerpo fructífero de la historia evolutiva, al que la cubierta vegetal la ganar altura, habría dejado sin papel, provocando la extinción del grupo.

Una revisión reciente (Graham *et al.* 2010) argumenta a favor de tapetes de hepáticas mixotróficas, semejantes a nuestra *Marchantia polymorpha*, sugiriendo que se trata de arrollamientos casuales de sectores de tapete que habrían fosilizado dando estos extraños restos. Los anillos corresponderían las capas sucesivas del tapete y la existencia de túbulos no septados a los rizoides de la hepática y en menor numerosos túbulos septados ramificados de los hongos, resumirían la biocenosis de la comunidad. Incluía junto a los frondes entrelazados de las hepáticas, hongos y bacterias acompañantes con los restos de plantas vasculares primitivas arrancadas cuando el viento o el agua levantaban jirones del tapete y los enrollaban después.

La controversia continúa (Hobbie y Boyce, 2012) hasta que *Prototaxites* descubra sus secretos a las nuevas armas bioquímicas y biofísicas para confirmarlo como ejemplo de comunidades primitivas, lienzos donde se escribía la evolución que forjaba, con las micorrizas, alianzas entre los hongos y las plantas vasculares.

Las micorrizas son órganos duales hongo-planta vascular. Pueden dividirse en dos grandes modalidades. *Ectomicorrizas*, que rodean o recubren las raíces formando un manto superficial propias de Basidiomicetos y Ascomicetos y *endomicorrizas* que se sitúan en los tejidos y forman vesículas intracelulares, propias de los Glomeromicetos. La morfología es variada, en arbúsculos (la forma primitiva y más extendida), ericoide, en ovillo, etc., que permite su taxonomía e identificación e indican una coevolución larga entre sus componentes.

Las hifas otorgan a las micorrizas su funcionalidad en tres importantes aspectos: incremento de la superficie de absorción de las raíces facilitando la entrada de agua, iones y sales (N, P, S, Ca) y de compuestos orgánicos. Con toda probabilidad, las hifas son capaces de degradar compuestos del suelo que las raíces no podrían incorporar. El efecto multiplicador de la superficie absorbente y la eficiencia de las permeasas supone para la planta una gran ventaja funcional. El hongo recibe compuestos carbonados y vitaminas para desarrollar su micelio.

El micelio vegetativo puede asimilarse a una red de abastecimiento allegando recursos de un territorio amplio, destacando las vías de transporte, extendidas radialmente. La micorriza sugiere un centro comercial donde los protagonistas, hongo y planta, intercambian sus productos, destacando el órgano de contacto donde se superponen hifas y células para favorecer el proceso. La estructura es muy precisa, compartida por ambos organismos, un nudo o intercambiador que materializa la trama ecológica.

Este modelo mutualista se ha enriquecido con otras funciones bilaterales como la protección a las raíces del ataque de algunos hongos o bacterias patógenas o de nemátodos y la mayor duración de la actividad fisiológica de la raíz (y del hongo) (Read y Pérez Moreno, 2003).

La presencia de las micorrizas está muy extendida. 80% a 82% de las especies y 90% de las familias en una evaluación de 3.617 especies de angiospermas estudiadas siendo inferiores los valores en especies de pteridofitos: 33-74% (Wang y Qiu, 2006) y estando también presentes en hepáticas. El número de componentes fúngicos es mucho menor, unas 5.000 especies, dominadas por Basidiomicetos y en corto número Ascomicetos. Un tercer grupo, los Glomeromicetos, no se conocen libres sino sólo en asociación con raíces, sugiriendo mayor especialización. La evolución de las micorrizas es antigua y sincrónica con la de hongos y plantas sugiriendo procesos entrelazados entre unos y otras.

En un suelo agrícola la densidad de esporas e hifas es muy elevada aunque difícil de cuantificar debido a las diferencias entre estados dormantes o resistentes, activos, hongos con esporas o sin ella y otras. La identificación por fragmentos de DNA, que ha presentado la Profa. Crespo, ofrece todavía dificultades para discriminar entre todos los grupos biológicos encontrados. Para un suelo unos valores indicativos de diversidad edáfica se situarían entre 10^4 y 10^6 propágulos de hongos /g y la longitud de micelio de 10-100 m/g de suelo con biomassas de 500-5000 Kg./ha.

Por tratarse de una red, el papel de las hifas es importante, si bien todavía mal comprendido (Finlay 2008). Conectan pies de plantas entre sí y con pies de otras especies sin provocar reacciones de rechazo. La red fúngica realiza transporte de nutrientes y de señales químicas entre pies vegetales. Puede comportarse como un estabilizador de la comunidad compensando desequilibrios y sincronizando procesos (Read, 1991). Para su implantación, las plántulas se benefician de la red de micorrizas disponible en el suelo que actúa como un “vivero” transfiriéndoles agua o nutrientes en las primeras fases de su desarrollo. El efecto protector del arbolado en estas fases puede ser predominante a partir de la red de micorrizas en un efecto de facilitación planta-plántula. La red de micorrizas se comporta a su vez como reservorio de propágulos de hongos para sucesivas implantaciones. El número de especies de hongos que participan en una red es elevado, con valores de 70-140 en bosques de *Quercus*, variando su número con el clima, pH y broza del suelo, etc. (Morris et al. 2008).

Los bosques de pinos, alisos, quercíneas con sus fustes altos y vuelo denso parecen dominar el volumen del ecosistema imponiendo su estructura, interceptando la radiación, modulando la precipitación o aumentando la evapotranspiración. Si el suelo fuera transparente podría descubrirse la densa red de hifas que los comunica, redistribuyendo el fotosintato o emitiendo señales químicas. La entrada en contacto parte del hongo que se aproxima a la raíz o la recubre o finalmente alcanza su interior. La respuesta no es fisiológica y protectora, sino epigenética y constructiva expresando genes que permiten la creación de nuevos órganos de interfaz o la penetración de las hifas al interior de las células para favorecer los intercambios.

El bucle mutualista se refuerza cuando las dos especies obtienen ventajas. Es obvio en el caso descrito (mayores nutrientes y agua para la planta, mayores suministros carbonados para el hongo) y permite aumentar la pro-

ducción neta. La producción es temporal y local y la red la puede estabilizar en el tiempo y el espacio disminuyendo el riesgo de un desabastecimiento. Para el hongo, el suministro de fotosintato supone mayor disponibilidad de energía y materiales, e impulso a la expansión del micelio y la fructificación: muchas de las setas, establecen micorrizas lo que explica su presencia en los bosques de sus mutualistas, como, por ejemplo la de nízcalos (*Lactarius*) en los pinares.

La funcionalidad de las micorrizas puede inducir en el vegetal una reducción de las reservas empleando el fotosintato, por ejemplo, en incrementar la fracción destinada a reproducción. Y aun dentro de las flores y semillas la partición puede concentrar la energía en la producción floral generando semillas de pequeño tamaño. La lentitud (y seguridad) del suministro de nutrientes por el hongo permite mantener una fotosíntesis estable sobre un tiempo extenso desarrollando periodos largos de maduración de flores o semillas en condiciones de escasa productividad causadas, por ejemplo, por la baja radiación.

Las orquídeas, una familia de enormes dimensiones con unas 25.000 especies, ha seguido en alguna medida estas tendencias asociando los hongos al desarrollo de las etapas más tempranas de la germinación de las semillas. De hecho en muchas especies la semilla no está completamente formada reduciéndose a pocas células y formando un polvo fino de tamaño comparable a las esporas en las menores (0,3-14 μg y 0,11 a 1,97 mm) lo que permite su dispersión aérea. Las orquídeas epifitas tropicales necesitan disponer de un mecanismo de transporte hasta la parte alta de los troncos donde podrían arraigar en un ambiente luminoso adecuado.

Cuando alcanza el substrato donde se fija, la semilla produce un protocormo incoloro que no puede continuar su desarrollo a menos que parasite un hongo cuyas hifas le suministren los polisacáridos y aminoácidos necesarios. Algunos protocormos son fotosintéticos, pero aun así tardan en alcanzar autosuficiencia energética y hasta el estadio de plántula pueden pasar de 1 a 9 años (*Epipactis helleborina*, Batygina *et al.* 2003) y la futura orquídea se comporta como micoheterotrofa. Los hongos son generalmente basidiomicetos de los géneros *Ceratobasidium* (*Rhizoctonia*), *Sebacina*, *Tulasnella* y *Russula*. Algunas orquídeas carentes de clorofila se mantienen gracias a las micorrizas que, a su vez, extraen los nutrientes de otras plantas cercanas (Selosse y Roy, 2009).

Se trata en este caso de un mutualismo (inicialmente un parasitismo) que ha permitido a las orquídeas una extremada especialización en las semillas y gran riqueza en la diversificación de las flores cerrando nuevos bucles mutualistas con los insectos. La reproducción vegetativa, que en algunas especies tiene lugar ya en el protocormo, juega un papel complementario a la de semillas.

En las orquídeas del género *Cymbidium* se ha estudiado por Moto-mura *et al.* (2010) el metabolismo autotrofo, mixotrofo y heterotrofo, empleando isótopos estables de N y C que permiten estimar el origen de los elementos en los metabolitos. Los resultados manifiestan en clades independientes del género el paso de las especies de autotrofia a mixotrofia y heterotrofia en un proceso interpretado como progresiva adaptación a la reducción de luz ambiental. En cada estadio se modifican los hongos simbiontes asociados a *Cymbidium*.

La mixotrofia en plantas vasculares no es desconocida, habiéndose documentado en unas 400 especies pertenecientes a 87 familias que carecen de pigmentos o de hojas (Leake, 2005), lo que refuerza otro papel jugado por los hongos en los ecosistemas frente a la antigua concepción de estas plantas como saprobias.

Las orquídeas no podrían sobrevivir sin semillas. Tampoco sin hongos que las abordaran tempranamente o sin los insectos que las polinizan. Las especies morfológicas, evolutivas, de orquídeas dependen de sus mutualistas de modo absoluto. No pueden comprenderse sin sus componentes ecológicos, sin su red mutualista.

Redes conectando subterráneamente plantas vasculares mediadas por las hifas. Redes conectando superficialmente plantas vasculares medidas por artrópodos y por vertebrados voladores. Intercambio regulado de materia, energía e información que permite la colaboración entre especie creando redes mutualistas. El mutualismo, más que la *struggle for life darwiniana*, explica el funcionamiento y la evolución de la biosfera y soporta su amplia diversidad (García Novo, 2007).

Tramas mutualistas

Las redes ecológicas se identificaron inicialmente como conexiones tróficas, de significado energético, a partir de las contribuciones de Linde-

man (1942) y Tomas H. Odum (1957) en su modelo del ecosistema de Silver Springs describiendo el flujo de la energía y su acumulación temporal. La descripción de las comunidades como conjuntos de especies cuyas interacciones las regulan, se inicia desde la zoología por Charles Elton que describe la pirámide de números (Elton, 1927). Progresivamente se documentan regulaciones complejas donde la acumulación de biomasa, la estructura espacial y la transferencia de la energía, jugaban los papeles principales (Valverde, 1967). La demografía, de antigua tradición en la Ecología, sitúa a las comunidades en un contexto numérico. Los mecanismos regulatorios ascendentes o descendentes (McQueen *et al.* 1989, Leibold *et al.* 1997) el papel de la competencia (Tilman, 1982) y finalmente la tipología de las redes (Pimm, 2002) explican los mecanismos que mantienen la estructura de las comunidades como una red cuyos nodos están ocupados por las especies. El análisis numérico de las interacciones ha dado gran impulso a los estudios funcionales y comprendiendo el papel que tienen en la trama ecológica los diferentes tipos de especies desde raras a abundantes (Bascompte *et al.* 2003), las que poseen gran flujo energético y organizativo hasta las de papel marginal, con presencia constante o temporal. El paso siguiente ha sido abordar el estudio de los flujos genéticos asociados y su significado evolutivo (Jordano, Bascompte y Olesen, 2003,) o el papel ecológico en la supervivencia de poblaciones de especies y comunidades (Solé y Montoya, 2001, Dunne *et al.* 2002, Rezende *et al.* 2007).

Las redes son actualmente un frente activo de la investigación ecológica documentando los mecanismos que regulan desde las poblaciones a las comunidades. Y atisbando mediante sus modelos las condiciones de estabilidad o crisis de un ecosistema enfrentado a cambios y la sensibilidad de la biosfera planetaria ante los impactos humanos (Barnosky *et al.* 2012).

Las estirpes evolutivas reproducen el legado genético a los descendientes con escasos cambios, siendo excepcional la incorporación horizontal de genoma desde otro organismo. Orgánulos y estructuras celulares y depósitos de materiales energéticos disponibles permiten a las células iniciales (huevo, quiste, efípico, espora, semilla) iniciar el desarrollo del nuevo organismo. Los biólogos moleculares subrayan esta autonomía individual basada en un potente caudal informativo y de la maquinaria bioquímica para realizar sus funciones. Pasan por alto que son necesarias condiciones precisas del entorno y que la mayoría de los organismos requieren incorporar materiales orgánicos no sobreviviendo en un medio exclusivamente mineral dotado de energía radiante.

Las interacciones entre organismos evidencian otro requerimiento esencial: la existencia en un entorno inmediato de formas vivas funcionales. Es evidente en el caso de predadores o descomponedores, ya que cada nivel trófico depende de la disponibilidad del inferior y el conjunto de la biocenosis depende de mantener los procesos descomponedores que minerales licen la materia orgánica.

Los bucles mutualistas, donde las especies se acoplan funcionalmente por pares o tríos demandan mayor especificidad. Especies de una familia, a veces un género o la especie exclusiva puede cerrar el bucle. Si opera en un par, cada especie depende absolutamente del funcionamiento de la otra en su vecindad. Polinizadores y flores o dispersores y frutos multiplican los ejemplos de especificidad donde un organismo se ha acoplado inseparablemente a otro y cada genoma contribuye solamente la mitad de la información genética necesaria a la supervivencia del organismo.

En los hongos, las micorrizas, órganos duales, evidencian un mutualismo con exigencias parecidas que en algunos casos (plantas vasculares sin pigmentos fotosintéticos, orquídeas), adquieren valor determinante. Sin embargo, como la Profa. Crespo ha puesto de manifiesto es en los líquenes donde el mutualismo alcanza rasgos propios construyendo un solo epiorganismo con aportaciones de hongo y alga que se desenvuelve en latitudes más amplias que sus componentes.

Ampliando el concepto de especie

Los organismos se han entendido como entidades específicas a través de la Taxonomía. Como estirpes modificables en el tiempo a través de la Evolución. Como redes funcionales en el espacio a través de la Ecología. Los filtros evolutivos de la estirpe son los ecológicos que actúan en cada generación, eliminando y seleccionando. Su forma es la red donde cada individuo trata de conectarse.

La Ecología carece de un fundador o una obra que hubiera fijado inicialmente sus contenidos. Pero no de un autor que los expresara. Ha sido de nuevo Charles Darwin que en *El Origen de las Especies* desgrana el alcance de las interacciones ecológicas, aunque nunca haya empleado la voz ecología. John Harper, un gran biólogo vegetal, lo expresa de este modo en

la Presidential Address que dirigió a la British Ecological Society, el 5 Enero 1967: *My (belief) is that The Origin of Species states precise questions which plant ecologists can usefully spend the next hundred years answering.* Insistirá de nuevo afirmando que el capítulo 3 de *The Origin es the best ecological text ever written* (Harper, 1977, p vii).

En los apartados precedentes se ha reflexionado sobre los conceptos de especie biológica, unidad esquiva de la vida que se resiste a quedar atrapada en el limitado arsenal de la ciencia.

Al final de *The Origin of species* describe el autor en elocuentes palabras el “entangled bank”, hermoso ejemplo de las redes que anudan la biosfera:

It is interesting to contemplate an entangled bank, clothed with many plants of many kinds, with birds singing on the bushes, with various insects flitting about, and with worms crawling through the damp earth, and to reflect that these elaborately constructed forms, so different from each other, and dependent on each other in so complex a manner, have all been produced by laws acting around us ... Thus, from the war of nature, from famine and death, the most exalted object which we are capable of conceiving, namely, the production of the higher animals, directly follows. There is grandeur in this view of life, with its several powers, having been originally breathed into a few forms or into one; and that, whilst this planet has gone cycling on according to the fixed law of gravity, from so simple a beginning endless forms most beautiful and most wonderful have been, and are being, evolved.

Bienvenida a la Academia

Hora es de culminar el recorrido por la taxonomía, la evolución y la ecología reflexionando sobre cómo las identificamos, cómo se han generado y sobreviven los 10 ó 15 millones de especies que con la nuestra, comparten el planeta.

El ingreso de la Profa. Crespo es motivo de satisfacción para la Academia que acoge a una brillante naturalista uniéndose al, todavía corto, número de científicas que han entrado en esta Casa. Durante muchos años no ha podido ser así, ni en Academias ni en Universidades.

Permítanme recordarles a otra brillante naturalista, excelente micóloga y magnífica dibujante cuya vocación quedó frustrada por las instituciones académicas: Beatrix Potter. Nacida en Londres en 1866 estudió los hongos y preparó excelentes láminas de las especies británicas. Logró reproducir la germinación de las esporas de Agaricáceos y sugirió que los líquenes se componían de dos organismos, un hongo y un alga. Su solicitud para entrar como estudiante en los Kew Gardens fue rechazada por mujer. Preparó un ensayo sobre *On the germination of the spores of Agaricineae* para ser presentado a la Linnean Society en 1897, pero por su condición femenina fue descartada la presentación, que llevó a cabo su tío en el Armitt Museum. Posteriormente, perdido el manuscrito, no llegó a publicarse. Sus láminas de setas fueron publicadas como ilustraciones de un tratado de micología, pero su carrera científica quedó truncada en el Londres de finales del siglo XIX que desdeñaba la capacidad científica femenina.

Como regalo de cumpleaños a un niño dibujó la Historia de Peter Rabbit, que Vds. conocen y creó también otros personajes, desarrollando sus deliciosos cuentos. El editor Frederick Warne aceptó su propuesta innovadora de editar libros para niños, con un éxito que llega a la actualidad. Con sus ingresos compró granjas en el Lake District que entonces se abandonaban a la ganadería, hasta reunir una reserva de paisaje y naturaleza que al final de su vida cedió al Natural Trust. Naturalista, conservacionista, comunicadora, micóloga, siempre enamorada de la naturaleza y deseosa de compartir sus secretos.

Es un orgullo que personalidades femeninas como Beatrix Potter o la Profa. Ana Crespo puedan hoy, en España, desarrollar la plenitud de su vocación científica.

Las Academias no conciben la ciencia nacional o sectorial; aspiran al debate global explorando los límites del conocimiento. En la actualidad tienen ante sí la tarea de formular un crecimiento social compatible con la biosfera limitada. Las Academias de Ciencias con las restantes Academias, deben acometer una revisión del pensamiento occidental en su concepción de la biosfera como fuente mostrenca de recursos. El fundamento ético de nuestra cultura tecnológica ha quedado anclado en antiguos niveles culturales cuando las posibilidades de acceso a la energía y los materiales eran una fracción de las actuales y el planeta se veía poco alterado por la actividad humana. La revisión pendiente cuenta con una Ciencia capaz de generalizaciones y síntesis sobre la materia, la energía y la organización y con una Tecnología capaz de encontrar soluciones.

La población humana, creciente, necesita mejorar sus expectativas de vida alcanzando el equilibrio con su entorno que al degradarse borra la esperanza a las comunidades humanas postergadas. Las grandes cuestiones: *quiénes somos, de dónde venimos, a dónde vamos*, deben ser reformuladas y resueltas en una clave global. Global en lo conceptual y global en lo humano abriendo horizontes a una sociedad poderosa en tecnología pero pobre en orientación y conocimiento.

Las Academias poseen el legado del conocimiento en su forma dinámica, incorporado en el colegio de sus académicos, dispuesto para compartirlo. Tomando la cita de Francois Jacob, el gran peligro para la Humanidad *ce n'est pas le développement de la connaissance. C'est l'ignorance.* (Jacob, 2000, p. 220).

Profa. Crespo, muchos quehaceres interesantes le esperan en la Casa, que aguarda con interés sus propuestas y sugerencias. La tarea es apasionante pero difícil, tanto más ahora en un periodo de contracción presupuestaria. Pero la Académica que hoy ha sido recibida posee sobrada cualificación científica y amplia experiencia para sortear estos tiempos de penuria pues, no en vano, ha trabajado en la Administración del Estado y en la Universidad, cuyos fondos son escasos e invariablemente llegan con retraso.

Excelentísima Sra. D^a Ana María Crespo de Las Casas, sed bienvenida a la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

He dicho.

Referencias

- Aimanianda, V. & Latgé, J.P., 2010. Fungal hydrophobins form a sheath preventing immune recognition of airborne conidia. *Virulence Mayo Junio 2010*. 1(3),185-87.
- Barnosky, A.D., Dalfí, E.A., Bascompte, J., Berlow, E.L., Brown, J.H., Fortelius, M., Getz, W.M., Harte, J., Hastings, A., Marquet, P.A., Martinez, N.D., Mores, A., Roopnarine, P., Vermeij, G., Williams, J.W., Gillespie, R., Qitzes, J., Marshall, C., Matzke, N., Mindell, D., Revilla, E. & Smith, A.B., 2012. Approaching a state shift in Earth's Biosphere. *Nature* 486: Junio 2012: 55-58.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. & Olesen, J.M., 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *PNAS, USA* 100 (16), 9383-87 de Bary, H.A., 1869, Die Erscheinung der Symbiose. Estrasburgo.
- Batygina, T.B., Bragina, E.A. & Vasilieva, V.E., 2003. The reproductive system and generation in orchids. *Acta Biologica Cracoviensis Series Botanica* 45/2, 21-34.
- Bayry, J., Aimanianda, V., Guijarro, J.I., Sunde, M. & Latgé, J. P., 2012. Hydrophobins- Unique Fungal Proteins. *PLoS Pathog* 8(5), e1002700.
- Castellarnau, J.M., 1880. Unidad del plan generativo del Reino vegetal. *Anales Soc Española Hist. Nat.* 1, 30-74.
- Castroviejo, S., 2004. *De familias, géneros y especies: la eterna búsqueda de la estabilidad en la clasificación biológica*. Discurso de Ingreso. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.
- Crespo, A., 1973, Composición florística de la costra de líquenes del Herniario-Teucrietum pumili de la provincia de Madrid. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 30, 57-68.
- Dunne, J., Williams, R.J. & Martinez, N.D., 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increase with connectance. *Ecol. Lett.* 5, 558-567.
- Elton, C., 1927. *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, Londres.
- Finlay, R. D, 2008. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *J. Exp. Bot.* 59, 1115-1126.
- García Novo, F., 2007. *La diversidad biológica*. Discurso de Ingreso, Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.
- Graham, L.E., Cook, M.E., Hanson, D.T., Pigg, K.B. & Graham, J.M., 2010. Structural, physiological, and stable carbon isotopic evidence that the enigmatic Paleozoic fossil *Prototaxites* formed from rolled liverwort mats, *Am. J. Bot.* 9, 268-275.
- Harper, J.L., 1967. *A Darwinian approach to plant Ecology*. *J. Ecol.* 55, 247-270.
- Harper, J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. Nueva York.
- Herrera, C.M., 2009. *Multiplicity in unity*. The University of Chicago Press. Chicago. 437p.
- Hobbie, E.A. & Boyce, C.K., 2012. Carbon sources for the Palaeozoic giant fungus *Prototaxites* inferred from modern analogues. *Proc. R. Soc. B.* 23 Octubre 2012. doi:10.1098.
- Homenaje al Exmo. Sr. D. Santiago Castroviejo Bolíbar (1946-2009)*, 2010. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Madrid.
- Hutchinson, G.E., 1965. *The Ecological Theater and the Evolutionary Play*. Yale University Press, New Haven.
- Jacob, F. 2000, *Le Souris, la Mouche et l'Homme*. Éditions Odile Jacob. Paris.
- Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen J.M., 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecol. Lett.* 6,69-81.
- Leake, J.R., 2005. Plants parasitic on fungi: unearthing the fungi in myco-heterotrophs and debunking the 'saprophytic' plant myth. *Mycologist* 19 ,113-122.

- Leibold, M.A., Chase, J.M., Shurin, J.B. & Downing, A.L., 1997. Species turnover and the regulation of trophic structure. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 28, 467-94.
- Lindeman, R.L., 1942. The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399-418.
- Matheny P.B., Curtis, J.M., Hofstetter, V., Aime, M.C., Moncalvo, J.M., Ge, Z.W., Slot, J.C., Ammirati, J.F., Baroni, T.J., Bouger, N.L., Hughes, K.W., Lodge, D.J., Kerrigan, R.W., Seidl, M.T., Aanen, D.K., DeNitis, M., Daniele, G.M., Desjardin, D.E., Kropp, B.R., Norvell, L.L., Parker, A., Vellinga, E.C., Vilgalys, R. & Hibbett, D.S., 2006. Major clades of Agaricales: a multi-locus phylogenetic overview. *Mycologia* 98(6), 982-995.
- McQueen, D.J., Johanenes, M.R.S., Post, J.R., Steward, T.J., & Lean D.R.S., 1989. Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecological Monographs* 59, 289-309.
- Moncalvo, J.M., Vilgalys, R., Redhead, S.A., Johnson, J.E., James, T.Y., Aime, M.C., Hofstetter, V., Verduin, S.J.W., Larsson, E., Baroni, T.J., Thorn, R.G., Jacobsson, S., Clemençon, H. & Miller JR., 2002. One hundred and seventeen clades of euagarics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 23, 357-400.
- Morris, M.H., Smith, M.E.-, Rizzo, D.M., Rejmanek, M. & Bledsoe, C.S-, 2008. Contrasting ectomycorrhizal fungal communities on the roots of co-occurring oaks (*Quercus spp.*) in a California woodland *New Phytologist* 178, 167-176.
- Motomura, H., Selosse, M. A., Martos, F., Kagawa, A. & Yukawa, T., 2010. Mycoheterotrophy evolved from mixotrophic ancestors: evidence in *Cymbidium* (Orchidaceae) *Ann Bot.* 106(4), 573-581.
- Odum, H.T., 1957. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida, *Ecol. Monogr.* 27, 55-112.
- Pimm SL, 2002, *Food webs*. Chapman and Hall, Londres.
- Read, D.J.m 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47, 376-391
- Read, D.J. & Pérez-Moreno, J. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems a journey towards. *New Phytologist* 157, 475-492.
- Rezende, E., Lavabre, J.E., Guimaraes Jr, P.R., Jordano, P. & Bascompte, J., 2007. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks *Nature* 448,(23), Ag. 2007.
- Selosse, M.A., Richard, F., He, X. & Simard, S. W., 2006. Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? *Trends Ecol Evol.* 21(11), 621-8.
- Selosse, M. A. & Roy, M., 2009. Green plants that feed on fungi: facts and question about mixotrophy. *Trends in Plant Science* 14, 64-70.
- Solé, R.V. & Montoya, J.M., 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 268, 2839-2045.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton.
- Valverde, J.A., 1967. *Estructura de una comunidad mediterránea de vertebrados terrestres*. Monografías Estación Biológica de Doñana 1 Monografías de Ciencia moderna CSIC 76. Madrid.
- Wang, B. & Qiu, Y.L., 2006. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16(5), 299-363.
- Wang, XL. & Yao. Y.J., 2011. Host insect species of *Ophiocordyceps sinensis*: a review. *Zookeys*. 127, 43-59.